
UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 00838450 5

LA GENÈSE

DES

ESPÈCES ANIMALES

LA GENÈSE

DES

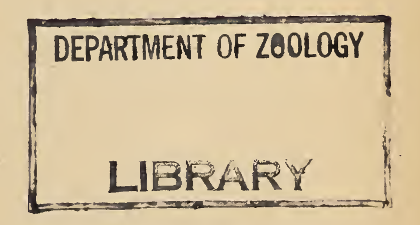
ESPÈCES ANIMALES

PAR

L. CUÉNOT

Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy.

AVEC 123 GRAVURES DANS LE TEXTE



PARIS

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1911


LIBRARY
FEB 17 1964
UNIVERSITY OF TORONTO
882016

PRÉFACE

Souvent des étudiants ou des curieux de la Nature m'ont demandé de leur indiquer un livre traitant de questions de Zoologie générale, comme l'Hérédité, les théories sur la formation des espèces, la distribution géographique des animaux, etc. C'est pour répondre à ces desiderata que j'ai écrit le présent volume.

Encore que la littérature scientifique de langue française soit assez pauvre en ouvrages de Biologie générale, elle en renferme cependant quelques-uns d'excellents, mais où l'examen critique des théories tient une place prépondérante. J'ai cherché, au contraire, à réduire au minimum les discussions purement verbales, dont on a peut-être abusé, en groupant impartialement les faits positifs, en résumant les expériences importantes et les observations classiques qui éclairent l'origine des espèces animales, de façon à ce que les conclusions actuellement vraisemblables se dégagent d'une façon naturelle.

Ce livre est divisé en cinq parties : dans la 1re, je retrace l'évolution des idées qui a conduit à l'acceptation définitive de la doctrine transformiste ; la 2e partie, l'étude de l'individu et du couple, est un résumé aussi condensé que possible des déterminismes de l'animal, depuis sa naissance et son ontogénèse jusqu'à la reproduction et la mort ; la 3e montre comment et sous quelles influences l'animal varie, et comment

les variations sont préservées et intensifiées ; la 4e passe en revue le peuplement des différents milieux et les caractéristiques de leurs faunes. Après cet exposé des faits concrets, vient une 5e partie, plus spécialement critique et explicative, consacrée à la conception que l'on peut actuellement se faire de la genèse des espèces et des adaptations.

Chacun des chapitres est accompagné d'un index bibliographique qui pour certains d'entre eux paraîtra par trop bref ; c'est que, de parti pris, dans l'impossibilité d'être complet, j'ai mentionné seulement les Revues qui donnent une bibliographie suffisamment complète du sujet traité, ou bien les derniers mémoires parus renfermant l'indication des travaux plus anciens [1].

La bibliographie relative à la Zoologie générale est du reste considérable et particulièrement difficile à rassembler : pour l'établir, on pourra consulter d'abord la liste donnée dans le livre de Delage (*La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale*, Paris, 1895), puis la série de l'*Année biologique* depuis 1895. Il y a des analyses éparses dans les divers recueils bibliographiques (*Zoological Record, Zoologischer Jahresbericht, Journal of the microscopical Society, Zoologisches Zentralblatt*, etc), et aussi dans *Archiv für Rassen-und Gesellschafts-Biologie* depuis 1904, et dans le *Zeitschrift für induktive Abstammung und Vererbungslehre* à partir de 1908. Une *Bibliographia evolutionis* commence en 1910 dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*.

Il me reste l'agréable devoir de remercier les personnes qui se sont intéressées à ce livre : M. Alcan, éditeur, qui a bien voulu me faire l'honneur de l'accepter dans sa belle

1. Les chiffres qui suivent le nom abrégé du périodique désignent : le premier, la tomaison ; le deuxième, la date de publication ; et le troisième, la page.

collection de la Bibliothèque scientifique internationale, à côté des traductions des œuvres magistrales de De Vries et de Loeb ; M. L. Olivier, directeur de la *Revue générale des Sciences*, à qui je dois un tribut spécial de reconnaissance ; mes excellents collaborateurs et amis de Nancy, MM. Mercier et Lienhart, qui ne m'ont pas marchandé leur dévouement, et les savants spécialistes qui ont répondu de la façon la plus aimable à mes demandes de renseignements.

Arcachon, 7 août 1910.

LA GENÈSE

DES

ESPÈCES ANIMALES

PREMIÈRE PARTIE

HISTOIRE DU TRANSFORMISME

LE CRÉATIONNISME

L'examen des êtres vivants suggère à l'esprit deux notions contradictoires, le *discontinu* manifeste des espèces qui se présentent comme des entités isolées, qu'on a désignées de tout temps par des noms spéciaux, vulgaires ou scientifiques, et le *continu* non moins évident de la série animale, qui présente toutes sortes de gradations entre les êtres les plus simples dits inférieurs et les êtres les plus complexes dits supérieurs.

Pendant longtemps, pour se rendre compte de l'origine des espèces et de leur gradation, on a admis une théorie créationniste en parfait accord avec la lettre des textes bibliques, considérés par l'Église comme inspirés dans le fond et la forme (Genèse, œuvre des six jours) : un Dieu tout-puissant, auteur du monde, avait créé tous les animaux, aussi bien les disparus que les actuels, *chacun suivant son espèce*, comme dit la Vulgate; c'est ce qu'exprime l'aphorisme de Linné (1736) : *Species tot sunt diversæ, quot diversas formas ab initio creavit infinitum Ens.* Voilà pour le discontinu.

Le Créateur avait suivi un plan, de sorte que les groupes d'espèces se succédaient dans un ordre progressif jusqu'au couronnement de l'édifice, l'Homme, le dernier venu sur la terre. Voilà pour le continu.

Dieu, ayant créé chaque espèce séparément pour mener un mode de vie particulier, l'avait dotée des mécanismes nécessaires, coordonnés au mieux de leurs fonctions ; il avait donné d'un coup à l'Oiseau ses plumes et ses ailes, ses os creux, ses sacs aériens, à la Taupe ses pattes antérieures fouisseuses, son corps allongé, son museau si sensible, ses yeux rudimentaires : on voit que le problème si embarrassant des *adaptations* ne se pose pas dans la théorie créationniste, qui le résout par avance, en bloc.

Mais une telle conception entraînait fatalement avec elle un *finalisme* étroit : les moindres détails de l'organisation devaient avoir une signification, un rôle à remplir, ce qui du reste est encore tenu pour exact, mais pour d'autres raisons, par nombre de transformistes.

Les études géologiques ayant montré qu'il existe dans les différentes couches terrestres des débris d'animaux différents de ceux qui vivent aujourd'hui, et que les différences entre les uns et les autres augmentent lorsqu'on recule dans le passé, il fallut accorder ces faits avec le texte biblique. Cuvier admit que les extinctions fauniques avaient été déterminées par des événements géologiques violents ou révolutions du globe (le déluge de Noé a été la dernière) ; il supposa qu'il a pu y avoir des créations spéciales pour chacun des grands groupes zoologiques, et que, peut-être, au moins pour les Mammifères terrestres récents, les continents jadis inondés ont pu être repeuplés, lors de leur émersion, par des migrations de faunes lointaines, habitant de petits territoires épargnés par le cataclysme. Alcide d'Orbigny (1849), précisant les idées cuviériennes et les amenant à leur extrémité logique, pensa qu'il y avait eu 27 créations successives, venant après chaque perturbation repeupler la Terre en plantes et en ani-

maux. Telle fut la dernière position du créationnisme orthodoxe, à l'époque de Darwin.

L'ÉVOLUTIONNISME

A maintes reprises, depuis l'antiquité grecque, des penseurs ont eu l'idée de l'évolution des êtres animés, mais nécessairement sous une forme spéculative, en raison du manque de documents scientifiques. Les philosophes de l'École ionique soutenaient que les organismes proviennent de la matière inerte et qu'ils ont dû subir des transformations variées avant d'atteindre leur forme actuelle ; ces idées reviennent en faveur à la Renaissance, et Vanini (1585-1619) fut leur martyr ; dans son œuvre *De admirandis naturæ arcanis* (1616), il admet que les plantes et les animaux ont pu se former par génération spontanée, aux dépens de substances organiques en fermentation (*ex putredine*) ou par transformation d'autres organismes ; il a des intuitions curieuses, et compare la variation des plantes sous l'action de la culture, ainsi que les changements qui s'opèrent au cours d'une embryologie, avec l'évolution des espèces ; il reconnaît qu'il y a une grande affinité entre l'Homme et le Singe et croit à une dérivation directe ; enfin, d'accord avec Démocrite et Épicure, il pense que l'univers n'est pas le produit d'un Esprit, mais une combinaison fortuite d'atomes. Poursuivi deux fois par l'Inquisition, il fut arrêté à Toulouse, et comme coupable d'athéisme, condamné à avoir la langue coupée et à être brûlé à feu lent.

Entre Linné et Cuvier, d'autres philosophes se libérèrent des enseignements bibliques ; l'un des plus originaux fut sans doute De Maillet. Fort instruit pour son temps, et doué d'une imagination aventureuse, il publia, dans son livre *Telliamed* (1748), un système sur la constitution de l'univers et l'origine des êtres animés, qui eut la mauvaise fortune d'être attaqué à la fois par Voltaire, qui ne voulait pas du déluge universel accepté par De Maillet, et par les théologiens. Pour

De Maillet, des « semences » d'origine planétaire engendrent sur la terre les espèces marines, et de celles-ci descendent par voie de transformation toutes les espèces aériennes et terrestres, l'Homme compris ; chaque groupe marin engendre les formes terrestres qui lui ressemblent (les poissons volants donnant des oiseaux, par exemple), par une modification individuelle brusque déterminée par un changement de milieu ; des œufs pondus par un animal marin, exposés fortuitement à l'air, peuvent aussi donner des formes terrestres.

Ces spéculations, trop faciles à tourner en ridicule, ne pouvaient évidemment rien contre le bloc imposant du créationnisme ; celui-ci ne fut ébranlé que par le progrès des connaissances positives, qui prépara peu à peu les esprits à un revirement d'opinion.

Variabilité de l'espèce. — Les créationnistes étaient nécessairement des *fixistes*, c'est-à-dire admettaient que les espèces étaient sorties telles quelles des mains du Créateur. Comme le dit Linné (1736), les êtres primitivement créés se sont multipliés en donnant naissance à d'autres êtres semblables à eux « *plures at sibi semper similes* ». Cuvier (1817 et 1829) ne pense pas autrement ; il reconnaît bien que « la chaleur, l'abondance et l'espèce de la nourriture, d'autres causes encore, influent sur le développement des êtres organisés, et produisent entre eux des différences qui sont les variétés ; mais celles-ci sont renfermées dans des limites assez étroites, et aussi loin que nous pouvons remonter dans l'antiquité, nous voyons que ces limites étaient les mêmes qu'aujourd'hui ». A mesure que Cuvier vieillit il devient plus absolu encore, et n'admet plus guère que des modifications artificielles produites en domesticité sous l'influence de l'Homme : « Dans les herbivores eux-mêmes, quoique nous les transportions en toutes sortes de climats et les assujettissions à toutes sortes de régimes, les variations sont toutes superficielles ; la seule

espèce à l'égard de laquelle on observe des effets plus marqués de l'influence de l'Homme, c'est le Chien, mais dans toutes ses variations, les relations des os restent les mêmes. »

Mais si l'on ne ferme pas les yeux à l'évidence, il n'est pas douteux qu'il y a dans l'espèce une grande variabilité, aussi bien à l'état domestique, où elle est plus visible, qu'à l'état sauvage ; il peut être question de la limiter, mais non de la nier. Appréciées suivant les règles ordinaires de la taxinomie, les variations peuvent avoir une valeur non seulement spécifique, mais même plus que générique (Porcs à un seul sabot[1], Chevaux à deux doigts) ; aussi, beaucoup de créationnistes ont-ils été amenés à admettre ce qu'Isidore Geoffroy Saint-Hilaire appelle la *variabilité limitée de l'espèce*, déterminée par le milieu ambiant, le climat, la nourriture, les maux de l'esclavage, comme dit Buffon.

Buffon, à l'apogée de sa gloire (1766), se demande si les animaux du Nouveau Monde ne sont pas dans le fond les mêmes que ceux de l'Ancien ; séparés de ces derniers par les changements terrestres, ils ont subi les effets du climat à tel point qu'on peut les regarder aujourd'hui comme des animaux d'espèces différentes. Les 200 espèces de Mammifères dont il a fait l'histoire peuvent se réduire, suivant Buffon, à un assez petit nombre de familles ou de souches principales, dont il n'est pas impossible que toutes les autres soient issues. Les deux Geoffroy Saint-Hilaire admettent aussi que nos Éléphants, Rhinocéros et Crocodiles actuels descendent des *formes analogues* quelque peu différentes dont la paléontologie a démontré l'existence antédiluvienne ; il est impossible, en effet, que notre faune actuelle soit le résidu d'une création infiniment plus riche, comme l'exigerait l'hypothèse de la fixité. Cependant les Geoffroy, tout en acceptant ce transformisme limité, se refusent à aller plus loin ; ils rejettent l'hypothèse qui fait descendre toutes les espèces actuelles « d'une

1. Lesbre, Note sur la syndactylie des doigts médians des Artiodactyles (*C. R. Assoc. Anatom.*, 3, 1901, 189).

espèce antédiluvienne primitive », et Isidore, en 1859, taxe de téméraire le transformisme illimité de Lamarck.

Progrès des connaissances embryologiques et morphologiques. — Dès le début des études zoologiques, les naturalistes ont été frappés par les analogies évidentes que présentent les animaux, si bien que les mêmes mots désignent les organes d'un nombre indéfini d'espèces. Belon, en 1555, dans son *Histoire de la nature des Oiseaux*, compare le squelette de l'Oiseau à celui de l'Homme, et met des lettres communes sur les os correspondants ; Buffon, en 1753 et 1756, remarque que les Vertébrés sont bâtis sur le même plan général, comme si « en créant les animaux l'Être suprême n'a voulu employer qu'une idée, et la varier en même temps de toutes les manières possibles, afin que l'Homme pût admirer également et la magnificence de l'exécution et la simplicité du dessein. Dans ce point de vue, non seulement l'âne et le cheval, mais même l'homme, le singe, le quadrupède, et tous les animaux, pourraient être regardés comme ne formant que la même famille. »

Avec le progrès des connaissances anatomiques, le problème des analogies se posa impérieusement : Cuvier, toujours conservateur, reconnaît des analogies entre les différents Vertébrés, des plans de structure dans la série animale, mais ne va pas plus loin (*École des faits*) ; il ne compare les organes des animaux que sous le rapport de leur *forme* et de leurs *usages* et consacre la ressemblance par un nom commun ; par exemple, il n'y a pas lieu, suivant Cuvier (1830), de rechercher les parties constituantes d'un hyoïde ordinaire dans l'énorme hyoïde de l'Alouatte (Singe hurleur), dont le centre est renflé en forme de cucurbite creuse ; c'est un organe nouveau, à destination spéciale, et par suite, créé tout exprès.

Au contraire, l'autre école (*École philosophique*), guidée par un vague sentiment de la vérité, recherche partout des analogies ; les philosophes de la nature, comme Herder,

Gœthe, Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, constatent que dans une série naturelle, un organe donné subit des transformations parfois très grandes de forme et de fonctions, mais qui cependant n'altèrent pas ses rapports, ses *connexions*. Comme le dit E. Geoffroy (*Philosophie zoologique*, 1830, p. 214) : « Le corps du Singe, de l'Homme, de l'Éléphant, de l'Oiseau, du Poisson, est composé d'un certain nombre de pièces placées, les unes par rapport aux autres, dans le même arrangement. La nature n'a, pour former les animaux, qu'un nombre limité d'éléments organiques, qu'elle peut raccourcir, amoindrir, effacer, mais non déranger de leurs places respectives. » Sans en rechercher la raison profonde, les philosophes de la nature, et spécialement E. Geoffroy dès 1796, ont la conception très nette que la véritable anatomie comparée ne devait pas être basée sur les analogies de forme et de fonctions, comme le faisait Cuvier, mais sur la recherche des *homologies* réelles, que l'on peut déduire d'études approfondies sur les connexions des organes et leur embryologie : c'est la *théorie des analogues*, la *théorie de l'unité de plan de composition ;* elle amena à des découvertes curieuses et inattendues : Vicq d'Azyr (1786) et Gœthe, en même temps, découvrent les prémaxillaires chez le fœtus humain; Gœthe fixe la valeur de l'os épactal de l'Homme (*os Gœthianum*), qu'il compare à l'interpariétal des Rongeurs (fig. 1). E. Geoffroy (1796) reconnaît que « les formes diverses sous lesquelles la Nature s'est plu à faire exister chaque espèce dérivent toutes les unes des autres; il lui suffit de changer quelques-unes des proportions des organes pour les rendre propres à de nouvelles fonctions, ou pour en étendre et restreindre les usages ». Ainsi la trompe de l'Éléphant est un prolongement excessif des narines, la corne du Rhinocéros un amas considérable de poils collés les uns aux autres; à l'angle interne de l'œil humain, se voit un rudiment de la membrane nictitante, dont sont pourvus beaucoup de Quadrupèdes ; les Raies ont des organes rudimentaires, analogues des organes électriques des Torpilles, etc. E. Geof-

froy constate encore qu'il y a une analogie surprenante entre les stades temporaires du développement d'un organe et les états fixés chez des formes adultes plus ou moins voisines (ce que nous appelons le parallélisme de l'ontogénie et de l'anatomie comparée), et guidé par ce principe nouveau, il découvre les germes dentaires chez les jeunes Baleines et

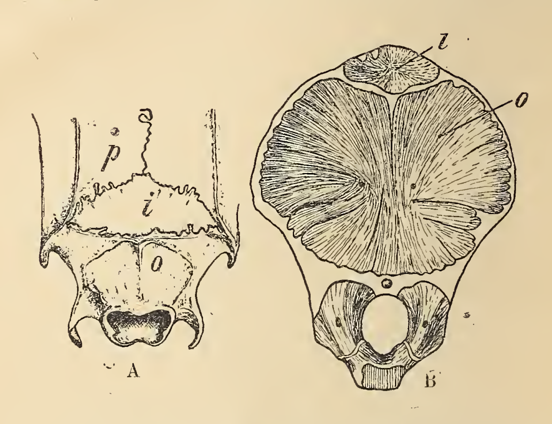


Fig. 1. — A, partie postérieure du crâne d'un *Mus norvegicus* adulte : *o*, occipital ; *i*, interpariétal ; *p*, pariétal. B, occipital de fœtus humain, en voie d'ossification, vu par la face interne (Ostéologie de Poirier, 1896) : *o*, écaille de l'os occipital ; *i*, os épactal ou interpariétal.

compare les nombreux os du crâne des Poissons avec ceux du crâne fœtal des Mammifères.

Malheureusement, les philosophes de la nature poussèrent trop loin les recherches d'analogies, possibles seulement dans des phylums définis ; E. Geoffroy voulut retrouver les os operculaires des Poissons osseux dans les quatre osselets de l'oreille moyenne des Mammifères, rapprocher les rayons branchiostèges des côtes sternales, faire des poumons avec des branchies ; il ne craignit pas de parler d'un hyoïde chez les Crustacés, etc. En 1830, il accueille favorablement un travail de deux de ses élèves, tendant à prouver qu'un Céphalopode est analogue à un Vertébré replié au niveau du nombril, ployant sa colonne vertébrale comme certains bateleurs, ce qui ramène les pieds vers la tête et le bassin sous la nuque ;

dans ces conditions, les mâchoires du Vertébré correspondent à celles de la Seiche, le bassin aux cartilages de l'entonnoir, et ainsi de suite. Ce fut l'origine d'une discussion académique restée célèbre, entre Cuvier et Geoffroy ; ce dernier, ayant laissé entendre que le travail de ses élèves apportait une confirmation à ses idées sur l'Unité du plan de composition du règne animal, Cuvier ne put se contenir ; il prit la parole après Geoffroy et attaqua de front la doctrine de l'unité de plan, qui menaçait de ruiner la conception cuviérienne des quatre embranchements (Vertébrés, Mollusques, Articulés, Rayonnés). Chacun des deux adversaires avait à la fois tort et raison : Cuvier, repoussant très justement les tours de force de Geoffroy, eut pour la théorie des analogues une mauvaise volonté exagérée ; il usa aussi de l'argument d'autorité ; son objection la plus grave fut tirée des entraves apportées, si l'on suivait les philosophes de la nature, à la liberté et à la puissance du Créateur. La plupart des théologiens s'empressèrent d'accueillir cette objection, de la développer, et de repousser comme irréligieuses les idées de Geoffroy.

Le dernier représentant de l'école d'E. Geoffroy fut Lacaze-Duthiers, qui tenta d'établir l'analogie entre l'Ascidie simple et un Lamellibranche siphoné par le procédé des soudures et des étirements d'organes (1874), et dont beaucoup de travaux ont été guidés par le principe des connexions.

Deux hommes illustres, Lamarck et Darwin, ont été les pères du transformisme, tel qu'il est aujourd'hui accepté. L'un et l'autre, naturalistes de carrière, ayant observé avec pénétration la Terre et les êtres qui la peuplent, échappent aux rêveries spéculatives ; ils sentent qu'il ne suffit pas de proposer une fois de plus le concept transformisme pour le substituer au créationnisme, mais que, pour entraîner la conviction, il fallait donner aussi la théorie explicative, c'est-à-dire découvrir les causes naturelles de l'évolution. Lamarck est venu trop tôt et ne fut pas compris ; Darwin, au contraire, a trouvé

un terrain bien préparé par les philosophes de la nature, et son succès fut immédiat et complet.

LAMARCK

Antoine de Monet de Lamarck naquit à Bazentin (Picardie), en 1744; d'abord officier, puis réformé, il se rendit à Paris après une période d'inaction ; il y étudie d'abord la médecine, puis la botanique, et mécontent des systèmes en usage, écrivit la *Flore française;* l'année suivante (1779), il entre comme adjoint à l'Académie des sciences. Pendant quinze ans, malgré un labeur incessant, sa position resta précaire; ce n'est qu'en 1793, à cinquante ans, qu'il fut nommé au Muséum fondé par la Convention, pour classer les collections chaotiques des Invertébrés. Il publie en 1809 sa *Philosophie zoologique*, et de 1815 à 1822 l'*Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, ses œuvres capitales. Il mourut à Paris en 1829, à l'âge de quatre-vingt-cinq ans, aveugle depuis dix ans, incompris et délaissé.

Ce sont sans doute ses études taxinomiques sur les végétaux et les animaux rassemblés en grand nombre au Muséum qui ont amené Lamarck à la conception transformiste[1]; il constate que lorsque les collections sont suffisamment complètes, les espèces se fondent en quelque sorte les unes dans les autres; les circonstances de milieu influent sur la forme et l'organisation des animaux, si bien que lorsque celles-là varient, ceux-ci présentent des variations correspondantes, lentes, graduelles et obligatoires; l'espèce n'a donc qu'une stabilité temporaire et apparente, dépendant de la stabilité du milieu. Les animaux peuvent être disposés en séries progressives, qui ont débuté et se renouvellent de nos jours par des générations spontanées (Lamarck en admet au moins deux, l'une à l'origine des Infusoires, l'autre à celle des Vers intestinaux); puis les animaux sont ensuite descendus les uns des autres, par

1. C'est en 1800, dans le *Discours d'ouverture de l'an VIII*, que Lamarck, jusque-là partisan de la fixité de l'espèce, expose pour la première fois les bases de sa théorie de l'évolution.

l'action de lois naturelles immuables. Une cause prédominante amène une complication et un perfectionnement graduels de l'organisation, par formation d'organes qui se succèdent dans un ordre évidemment progressif, tandis qu'une cause accidentelle et modifiante, agissant suivant les circonstances de température, de nourriture, etc., produit de nouveaux besoins, qui engendrent de nouvelles habitudes, et par suite une hypertrophie ou une atrophie adaptative des organes, qui rompt la régularité de la gradation progressive.

La complication progressive des organismes relève de lois naturelles ; Lamarck l'attribue surtout, semble-t-il, à des causes internes, telles que l'accroissement de l'énergie du mouvement des fluides, le propre du pouvoir de la vie dans les animaux, la génération conservant tous les perfectionnements acquis ; parfois il paraît admettre que l'évolution suit un plan divin, un ordre préétabli. Mais si ses idées sur ce point sont difficilement intelligibles, il en est tout autrement lorsque Lamarck, repoussant le finalisme, formule sa théorie de l'adaptation par les effets héréditaires du besoin, de l'usage et du non-usage ; cela est bien son œuvre propre et, comme il le dit dans l'Introduction des animaux sans vertèbres (p. 159) : « Je tiens plus à l'avoir reconnue et déterminée le premier, qu'à la satisfaction d'avoir formé des classes, des ordres, beaucoup de genres et quantité d'espèces. »

Le besoin crée l'organe nécessaire et l'usage le fortifie et l'accroît considérablement: par exemple, un Gastropode éprouvant le *besoin* de palper les corps qui sont devant lui, fait des efforts pour toucher ces corps avec quelques-uns des points antérieurs de sa tête, et y envoie à tout moment des masses de fluides nerveux, ainsi que des fluides nourriciers ; il doit s'ensuivre que les nerfs de ces points s'étendront peu à peu et que des tentacules naîtront et se formeront insensiblement. L'oiseau que le besoin attire sur l'eau pour y trouver la proie qui le fait vivre, écarte les doigts de ses pieds lorsqu'il veut nager ; la peau prend l'habitude de s'étendre et ainsi se for-

ment les palmures des animaux aquatiques; l'oiseau de rivage, au contraire, faisant tous ses efforts pour étendre et allonger ses pieds pour ne pas enfoncer dans la vase, est devenu échassier, et son cou s'est allongé à la suite de ses efforts continuels pour pêcher sans mouiller son corps. Comme les Ruminants se battent à coups de tête, il se fait dans cette région une formation de matière cornée ou osseuse, origine des cornes et des bois.

Le défaut d'usage, par contre, amène l'atrophie et la disparition des organes inutiles : par exemple, les Serpents ayant pris l'habitude de ramper sur la terre et de se cacher sous les herbes, leur corps, par suite d'efforts toujours répétés pour s'allonger, afin de passer dans des espaces étroits, a acquis une longueur considérable; les pattes sont devenues sans emploi et ont disparu totalement. De même les yeux ont disparu chez un grand nombre de Vertébrés vivant sous terre, qui par suite n'ont pas d'occasion d'exercer les organes visuels.

Cette théorie de l'adaptation est résumée dans ce qu'on appelle *les principes de Lamarck* (*Philosophie zoologique*, édition de 1873, t. I, p. 235) :

Dans tout animal qui n'a point dépassé le terme de ses développements, l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque, fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit, et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi ; tandis que le défaut constant d'usage de tel organe, l'affaiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés, et finit par le faire disparaître.

Tout ce que la nature a fait acquérir ou perdre aux individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée, et par conséquent, par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant d'usage de telle partie, elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changements acquis soient communs aux deux sexes, ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus.

Assurément, Lamarck a compris et exprimé dans toute son étendue la doctrine transformiste; il a montré avec insistance

que l'Homme même pourrait dériver d'un Quadrumane abandonnant la vie arboricole et acquérant de nouveaux besoins en menant la vie sociale. Il est vrai qu'il ajoute (*Phil. zool.*, I, p. 347) : « Telles seraient les réflexions que l'on pourrait faire si l'homme n'était distingué des animaux que par les caractères de son organisation et si son origine n'était pas différente de la leur. » Mais cette restriction naïve est évidemment une précaution prise contre les critiques des théologiens.

Il est facile de comprendre, en lisant les ouvrages de Lamarck, pourquoi il a eu si peu d'influence sur ses contemporains, même sur ceux qui sentaient confusément ce qu'il y avait d'intéressant dans ses idées ; Cuvier n'a jamais pris la peine de les discuter sérieusement. Génial certes, mais souvent fumeux et prolixe, Lamarck prêtait par trop le flanc à la critique ; les preuves qu'il donne du transformisme sont tirées de la difficulté de délimiter les espèces, ou des modifications éprouvées par les animaux maintenus en domesticité, ce qui, à cette époque, était insuffisant pour entraîner la conviction. Les exemples, qu'il considérait comme si évidents, des effets du besoin et de l'usage ont été tournés en ridicule, non sans raison ; l'invraisemblance apparente de sa théorie de l'auto-adaptation a fait tort, injustement, à ses vues sur la transformation indéfinie des êtres.

DARWIN

Charles-Robert Darwin est né à Schrewsbury, le 12 février 1809 ; à vingt-deux ans, après ses études à Cambridge, il partit sur le *Beagle,* qui explora l'Amérique du Sud et quelques îles du Pacifique. Ce voyage de cinq ans eut une grande importance au point de vue de la formation des idées de Darwin ; il en rapporta, outre de nombreuses collections, la théorie sur la formation des récifs madréporiques et le *Voyage d'un naturaliste autour du monde*. De retour en Angleterre, Darwin vécut de 1836 à 1842 à Londres et à Cambridge ; en 1839, il

épousa sa cousine Emma Wedgwood. Sa santé altérée le force à quitter Londres, et en 1842, il se retire dans une villa du petit village de Down, dans le comté de Kent, où il vécut encore quarante ans, en famille, tout à ses travaux, mais souffrant presque constamment.

Le livre sur l'*Origine des espèces*, commencé en 1837, parut en novembre 1859; comme tous les ouvrages de Darwin, il est écrit en un style sobre, sans déclamation, mais très précis et très substantiel; il eut immédiatement un grand retentissement; les savants furent conquis peu à peu, tandis que le grand public s'intéressait surtout au violent conflit entre la doctrine de l'évolution des espèces et l'interprétation alors orthodoxe de la Genèse.

La *Variation des plantes et des animaux à l'état domestique* renfermant en appendice la théorie de la Pangénèse, fut publiée en 1868; la *Descendance de l'homme et la Sélection sexuelle*, en 1871; l'*Expression des émotions chez l'homme et les animaux* en 1872; puis vinrent divers travaux botaniques, affirmant encore son extraordinaire finesse d'observation. Il mourut le 19 avril 1882, dans sa 74e année, honoré du monde savant tout entier, et fut enterré à Westminster.

Genèse des idées de Darwin. — Dans l'Amérique du Sud, il fut frappé par quatre faits : 1° la manière dont les espèces affines se substituent l'une à l'autre quand on va du nord au sud; 2° l'étroite parenté des espèces qui habitent les îles voisines de l'Amérique du Sud avec celles de la terre ferme; 3° la diversité des espèces qui habitent les îles peu distantes l'une de l'autre de l'archipel des Galapagos; 4° les relations des Mammifères Édentés vivants avec les espèces éteintes des couches pampéennes. Tous faits qui ne peuvent s'expliquer que par l'hypothèse d'une évolution graduelle des formes animales.

Il rechercha alors le mécanisme de cette évolution; l'étude des animaux domestiques et des plantes cultivées lui montra

l'étendue des variations, leur utilisation par l'Homme et l'extraordinaire pouvoir de la sélection artificielle ; la lecture du livre de Malthus *Sur la population,* où celui-ci parle de l'accroissement de la population en progression géométrique, de la concurrence plus âpre qui en résulte, d'où la misère pour les incapables et le progrès général, suggéra à Darwin l'idée que dans la lutte pour l'existence, qui existe partout, les variations favorables auraient chance d'être préservées, tandis que les autres, moins privilégiées, seraient détruites : le résultat de cette sélection naturelle serait la formation de nouvelles espèces. Le temps requis pour cette évolution n'était pas une difficulté, car Darwin savait, de par ses travaux de géologie, que le dépôt des couches terrestres avait exigé un temps énorme, presque illimité.

La démonstration du transformisme. — Darwin ne s'est jamais occupé de l'origine de la Vie, question qu'il tient pour inabordable. Il a nettement distingué le fait capital du transformisme ou dérivation des espèces, de sa théorie explicative qu'il était loin de regarder comme définitive et intangible; s'il n'est pas le premier qui ait songé à la mutabilité des espèces, c'est lui, certainement, qui l'a fait passer dans le patrimoine des grandes idées de l'humanité, par la précision avec laquelle il a exposé la multitude de faits que le transformisme seul peut expliquer : la classification et les affinités de tous les êtres organisés, les gradations innombrables dans la structure et les instincts, l'homologie chez les Vertébrés des mains, ailes et nageoires, l'existence d'organes rudimentaires en rapport avec le manque d'usage, la similitude des embryons de reptile, oiseau, mammifère avec traces d'un appareil de respiration aquatique, l'indication chez le jeune veau des incisives supérieures qui manquent à l'adulte, la distribution géographique des animaux et des plantes et leurs affinités mutuelles dans une même région, la parenté intime des fossiles renfermés dans des formations géologiques stric-

tement consécutives dans une même contrée, le fait que des Marsupiaux aujourd'hui disparus ont précédé en Australie les Marsupiaux actuels et que des animaux semblables au Tatou ont précédé et engendré des Tatous dans l'Amérique du Sud, l'extinction graduelle des faunes anciennes et leur remplacement graduel par des formes nouvelles, mieux adaptées, etc.

Théorie explicative de l'évolution et de l'adaptation. — Il n'y a dans chaque être aucune tendance innée ou nécessaire qui le pousse vers un avancement progressif dans l'échelle de l'organisation ; ce n'est que par l'action de lois naturelles qu'il y a dans la série des êtres vivants une marche évidente vers le progrès.

Tous les individus d'une même espèce présentent à un degré variable des différences ; ces variations sont en relation avec les changements des conditions ambiantes (climat, nourriture, etc.), auxquelles l'espèce est soumise ; ces changements agissent, soit directement sur l'individu même, soit indirectement en affectant les cellules reproductrices, souvent très sensibles aux moindres modifications dans les conditions d'existence. Le résultat de cette action peut être *définie*, c'est-à-dire que la majorité des individus est modifiée de même manière (par exemple, influence de l'abondance de nourriture sur la taille, du climat sur le pelage, de la lumière sur certaines couleurs) ; elle est le plus souvent *indéfinie*, c'est-à-dire qu'il y a dans l'espèce une variabilité générale et flottante, se manifestant par les particularités légères qui distinguent entre eux les représentants d'une même espèce.

La lutte pour l'existence est la conséquence inévitable du taux élevé suivant lequel tous les êtres organisés tendent à s'accroître ; dans une région donnée, chaque être est en concurrence avec ses semblables pour la nourriture ou la place à prendre, en conflit avec ses ennemis de tous ordres, et il dépend des conditions extérieures qui peuvent l'anéantir.

Toute variation nuisible à un degré quelconque est nécessairement condamnée et rigoureusement détruite ; *s'il y a* des variations avantageuses dans les habitudes, la conformation, le pouvoir reproducteur, les individus qui les présentent seront préservés de préférence aux autres et légueront leurs propriétés à leurs descendants. Cette conservation des meilleures formes est la *sélection naturelle,* aboutissant à la *survivance du plus apte*, suivant l'expression d'H. Spencer. Si la variation continue, *condition indispensable,* le même processus pourra se répéter, et ainsi une lente amélioration, aboutissant à une adaptation meilleure aux conditions de la localité, pourra être produite. Dans la majorité des cas, l'adaptation constituera un progrès dans l'organisation. Exemples : la Girafe doit son origine à la conservation, dans les périodes de disette, des individus les plus grands, capables de brouter un peu plus haut que les autres ; le développement de la taille a été en outre avantageux pour protéger l'animal contre la plupart des carnassiers. Parmi les Insectes ayant offert quelque ressemblance grossière et accidentelle avec un objet commun dans leur habitat, toute variation accentuant la ressemblance a été conservée, l'animal échappant plus facilement à ses ennemis, de sorte qu'il a pu se former graduellement une espèce copiant à s'y méprendre un objet inanimé, comme on en connaît de nombreux exemples. Il est bien entendu que non seulement la variation directement utile est conservée, mais aussi toutes celles, fort nombreuses, qui peuvent être corrélatives à celle-là, si bien que l'on peut comprendre la progression de caractères qui n'ont pas d'utilité visible et directe (corrélation entre la résistance à certains poisons et la couleur du pelage, comme chez les Porcs noirs de Virginie qui ne sont pas intoxiqués par les racines du *Lachnanthes tinctoria,* contrairement à ce qui arrive aux Porcs de couleur claire).

Pour qu'il y ait évolution, il faut donc qu'il y ait d'abord *variabilité,* et ensuite *concurrence ;* les combinaisons diverses de ces deux facteurs expliquent : 1° que certaines espèces

restent à peu près constantes depuis les temps les plus reculés (Lingule : ni variation ni concurrence) ; 2° que d'autres disparaissent (variations insuffisantes ou défavorables en présence de concurrence) ; 3° que d'autres évoluent et se diversifient (variation abondante et concurrence). Les espèces réparties sur de larges surfaces, c'est-à-dire nombreuses en individus et sujettes à des conditions diverses de milieu (ce qui produit une plus grande variabilité), sont naturellement celles qui présentent le plus d'espèces naissantes, améliorées ou propres à s'emparer des places inoccupées, tandis que les espèces rares, très localisées, sont plus facilement exterminées. Plus les descendants d'une même espèce se diversifient par leurs caractères, plus ils seront à même de s'emparer de positions non occupées et de s'y adapter, ce qui produira une divergence de caractères aboutissant à une spécialisation ; la diversité des conformations augmente la somme globale de vie dans une place donnée, ouverte à toutes les concurrences.

Darwin insiste souvent sur l'extrême lenteur de l'action de la sélection naturelle, qui agit sur la masse des légères variations individuelles, à la manière des éleveurs qui ont amélioré le pur-sang anglais par le choix des individus les plus rapides ; il ne croit pas possible la conservation d'une variation avantageuse isolée, qu'elle soit faible ou forte, comme les anomalies que l'Homme sélecte chez les animaux domestiques, en raison des effets submersifs des croisements avec les individus restés normaux.

Bien que la sélection naturelle ait été le moyen de modification le plus important, ce n'est pas le seul. Il a pu y avoir une action définie et directe des conditions extérieures (climat, nourriture), mais quand elle est avantageuse (par exemple, fourrure plus épaisse des Mammifères vivant dans le nord), il est bien difficile de faire la part qui revient à l'action directe du climat rigoureux et à l'effet cumulatif de la sélection des individus les plus chaudement couverts.

Il peut y avoir un effet de l'usage, de l'effort ou de l'habi-

bitude, qui fortifie, développe ou modifie certaines parties ; le résultat de cette action sur l'individu peut être transmis aux descendants (exemples : fortes jambes des Autruches, développées par l'usage; œil inférieur des Pleuronectes transporté sur la face supérieure, à la suite de l'effort pour tourner l'œil de ce côté). Mais, tout en acceptant ce facteur, dont Lamarck avait tiré un parti manifestement exagéré, Darwin le considère comme subordonné, ou du moins impossible à séparer de l'action de la sélection naturelle, qui agit nécessairement dans le même sens utilitaire, puisqu'il s'agit d'un organe qui sert.

Enfin, il y a un effet individuel et héréditaire du non-usage (ailes atrophiées des Canards et Poules domestiques ou des Oiseaux habitant de petites îles, ayant perdu l'habitude de voler ; yeux rudimentaires des Taupes et des cavernicoles, vivant dans l'obscurité). Chez les espèces sauvages, l'effet du non-usage a été aidé par le *principe d'économie de croissance,* les organes utiles et fonctionnels qui donnent prise à la sélection, prenant pour eux la nourriture et activant d'autant la rudimentation de l'organe qui ne sert plus et qui varie dans de plus larges limites depuis qu'il n'est plus régulé par la sélection.

Sélection sexuelle. — Chez beaucoup de Vertébrés et d'Arthropodes, les deux sexes diffèrent notablement l'un de l'autre, les mâles ayant des armes, des glandes odorantes, des appareils musicaux, des appendices spéciaux ou des couleurs brillantes, tandis que les femelles ne possèdent ces conformations qu'à un état rudimentaire. Ces organes particuliers, qui sont souvent pour les mâles une cause de danger, ont pu se développer par l'intervention d'un principe nouveau, la *sélection sexuelle :* les mâles les plus courageux, les mieux armés, écartent brutalement leurs rivaux, ou bien les femelles, douées d'un instinct esthétique perfectible, élisent entre les mâles ceux qui les séduisent par leurs dessins

élégants, leurs vives couleurs, leurs chants mélodieux ou les manœuvres de leur cour ; ces mâles favoris laissent une progéniture plus nombreuse que les autres, et par un lent processus, les caractères propres à ce sexe peuvent progresser.

Assurément, Darwin a eu des précurseurs ; une partie de ses idées sont lamarckiennes ; le rôle de la sélection naturelle a été indiqué par Wells (1813), Matthew (1831) et Wallace (1858), mais la vue d'ensemble du transformisme et de son explication, la conception nette des difficultés, la mine inépuisable des faits et des suggestions, sont l'œuvre inimitable de Darwin. Depuis cinquante ans, les biologistes travaillent dans les voies qu'il a tracées, sans le dépasser, et si le labeur considérable d'un demi-siècle a apporté quelques modifications à ses théories, c'est d'une façon plutôt quantitative que qualitative, au moins en beaucoup de points.

Période postérieure à Darwin. — Depuis l'apparition de l'*Origine des espèces*, l'idée transformiste s'imposa peu à peu à tous les esprits ; les progrès de la géologie (changements de la Terre dus à des actions graduelles, sans révolutions catastrophiques), de la paléontologie (découverte de nombreux fossiles comblant des lacunes, tels que les Oiseaux à dents, les Mammifères primitifs de l'éocène), de l'anthropologie (crânes humains quaternaires se rapprochant de ceux des Simiens), contribuèrent à rendre intenable la position créationniste. Les théologiens catholiques eux-mêmes, si longtemps réfractaires, abandonnant la lettre des Écritures, acceptèrent à leur tour le transformisme en lui donnant une allure spiritualiste et en conservant les interprétations finalistes ; pour eux, la formation des espèces ne serait pas l'effet du hasard, c'est-à-dire de forces mécaniques aveugles ; elle se déroulerait suivant un plan préconçu et ordonné. Dieu serait cause première en créant la Vie sur la Terre, et en posant une loi de développement suivant laquelle les variations se pro-

duisent, amenant ainsi une disposition ascendante et progressive des espèces, une merveilleuse corrélation et adaptation des parties dans chaque individu ; le corps humain serait le bourgeon terminal de l'évolution, comme le terme qu'attendait le Créateur pour donner au monde un maître intelligent. Il paraît que déjà au XIIIe siècle, saint Thomas, reprenant l'opinion de saint Augustin, enseigna que Dieu ne créa pas toutes les espèces à la fois en fait, mais seulement *causaliter*.

Les biologistes, à part quelques rares exceptions, ont admis avec Lamarck et Darwin que l'évolution relevait de causes naturelles. Bien qu'il y ait des « Écoles », néo-lamarckiste, eimérienne, ultra-darwiniste, weismannienne, mutationniste, etc., elles ne s'éloignent pas fondamentalement des idées darwiniennes et même diffèrent entre elles moins qu'on ne le croit, sur la foi de formules trop brèves ou de mots nouveaux donnant une trompeuse virginité à des faits connus. Il serait impossible de résumer ici leurs discussions, qui n'ont été souvent que du pur verbalisme, mais nous indiquerons quand il faudra les théories spéciales et les divergences notables d'opinions.

Période antérieure à Darwin : Fenizia, *Storia della evoluzione*, Milan, 1901. — Giard, Histoire du transformisme (*Bull. scient. France Belg.*, 20, 1889, 1). — E. Perrier, *La philosophie zoologique avant Darwin*, Paris, F. Alcan, 1884. — De Quatrefages, *Charles Darwin et ses précurseurs français*, Paris, F. Alcan, 1870.

Philosophes de la Nature : E. Geoffroy Saint-Hilaire, *Principes de Philosophie zoologique*, Paris, 1830. — Is. Geoffroy Saint-Hilaire, *Essais de Zoologie générale*, Paris, 1841 ; *Histoire naturelle générale*, Paris, 1854. — Stieda, Biographie de Cuvier par von Baer (*Ann. Sc. nat.*, 9e sér., 6, 1907, 263).

Lamarck : *Biographie et bibliographie complète* dans Landrieu (*Mém. Soc. Zool. France*, 21, 1909).

Darwin : Grant Allen, *Charles Darwin*, trad. Le Monnier, Paris, F. Alcan, 1886. — *Biographie et bibliographie complète* dans *Vie et correspondance de Charles Darwin*, trad. de Varigny, Paris, 1888 (2 vol.).

Période postérieure à Darwin : Romanes, *Darwin and after Darwin*, 3 vol., London, 1892-1897. — Wallace, *Le Darwinisme*, trad. de

Varigny, Paris, 1891. — Delage et Goldsmith, *Les Théories de l'Évolution*, Paris, 1909. — Kellogg, *Darwinism to-day*, New-York, 1907. — Lotsy, *Vorlesungen über Descendenztheorien*, Iéna, 1908 (2 vol.). — Bonne bibliographie et discussion des critiques dans Plate, *Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung*, 3e éd., Leipzig, 1908. — Progrès de la biologie depuis Darwin dans *Darwin and modern Science*, Cambridge, 1910 ; et *Fifty years of Darwinism*, New-York, 1909. — Littérature du jubilé de Darwin (*Zool. Zentralbl.*, 17, 1910, 257).

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE L'INDIVIDU

LA VIE ÉLÉMENTAIRE

Les êtres vivants, dont l'étude constitue la Biologie, sont séparés des corps inanimés par un hiatus infranchissable ; il n'y a pas d'intermédiaire entre les uns et les autres, pas de corps douteux, au moins à notre époque. On reconnaît les êtres vivants à toutes sortes de caractères qui se suppléent : la forme définie, le mouvement d'apparence spontanée, l'évolution obligatoire, la faculté de prendre de l'oxygène et des particules extérieures (aliments) pour les transformer en substance identique à eux-mêmes (assimilation), le pouvoir de résister automatiquement dans une certaine mesure aux actions de milieu, et enfin la reproduction. Comme le dit Loeb, les êtres vivants sont des machines chimiques, formées essentiellement de substances colloïdes où dominent les phospho-protéides, qui possèdent la triple propriété de grandir, de présenter des réactions préservatrices et de se multiplier.

Quand on examine la constitution des êtres vivants les plus inférieurs (Bactéries), dès que leurs dimensions permettent de les étudier convenablement, on se convainc qu'ils ont une *composition hétérogène;* le microscope nous montre dans cet *archiplasme* plusieurs sortes de substances différenciées par leurs caractères physiques et mélangées d'une certaine façon (fig. 2) ; cette hétérogénéité devient plus manifeste encore

lorsque l'être prend la structure dite cellulaire, qui paraît bien être un perfectionnement de la structure bactérienne : c'est alors un mélange complexe de colloïdes positifs et négatifs de divers potentiels, d'électrolytes, de parties neutres coagulées (membranes), qui se groupent en deux parties morphologiquement distinctes : le cytoplasme ou sarcode, et le noyau, le tout constituant la cellule ou énergide (mot de Sachs) ; peu importe que ces énergides soient plus ou moins fusionnées les unes avec les autres (plasmode, syncytium), ou bien réunies par des ponts cytoplasmiques, ou bien isolées. C'est l'ensemble formé par ces différentes substances qui présente les manifestations vitales, mais il faut qu'il y ait l'ensemble : les expériences de mérotomie (fig. 3), dans lesquelles on sépare une cellule en deux parties, l'une avec le noyau, l'autre sans noyau, ont montré constamment que ce dernier morceau se décompose et meurt, si l'on peut s'exprimer ainsi, tandis que le fragment nucléé reste vivant. La vie est donc liée à l'hétérogène ; les manifestations que l'on qualifie de vitales sont les résultantes des réactions continuelles qui se passent entre le milieu extérieur et le contenu cellulaire d'une part, et entre les différentes substances de la cellule d'autre part ; il n'est pas douteux que si l'on cherche à créer de toutes pièces des êtres vivants, il faudra s'adresser à des mélanges hétérogènes placés dans un milieu adéquat. Par une généralisation qui s'impose, on doit regarder comme hétérogènes tous les êtres vivants, depuis les plus grosses énergides visibles à l'œil nu, telles une Noctiluque, un Stentor, un œuf, jusqu'aux ultra-

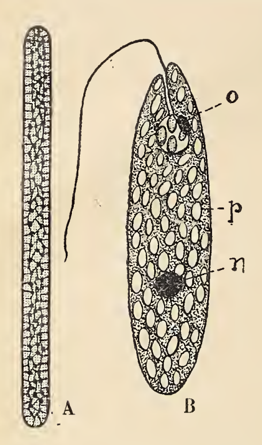


Fig. 2. — A, *Bacillus Bütschlii* de l'intestin de *Stylopyga orientalis* (d'après Schaudinn, *Arch. f. Protistenk.*, 1, 1902) — B, *Euglena quartana*, Flagellé d'eau douce (d'après Moroff, *Arch. f. Protistenk.*, 3, 1904) : *o*, point oculiforme ; *p*, paramylon ; *n*, noyau et karyosome.

microscopiques (microbes dits invisibles de la clavelée, de la péripneumonie bovine, de la variole).

Par une erreur de langage manifeste, on parle souvent des particules vivantes du noyau et du cytoplasme; or, il n'y a

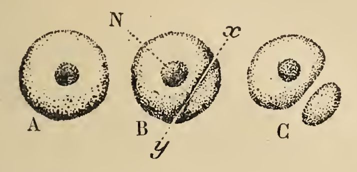


Fig. 3. — Schéma d'une expérience de mérotomie : A, cellule entière; B, cellule divisée par le trait xy en deux fragments dont l'un contient le noyau N; C, les deux fragments après l'opération (d'après Le Dantec, *Traité de Biologie*, 1903).

rien de vivant dans une cellule, sauf l'ensemble; un grain d'amidon ou un cristal n'est ni plus ni moins vivant qu'un

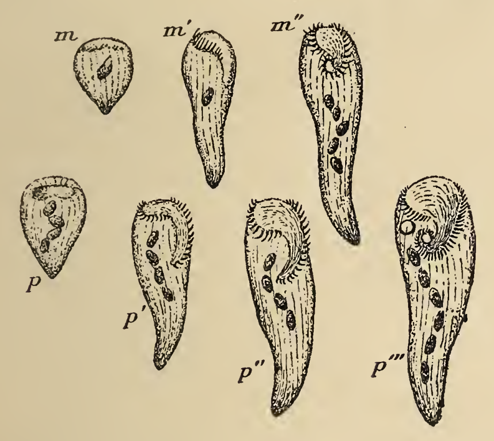


Fig. 4. — Régénération de la forme et du chapelet nucléaire présentée par deux fragments *m* et *p*, provenant d'un *Stentor* mérotomisé (d'après Balbiani).

grumeau de chromatine ou un granule de cytoplasme ; les uns et les autres jouent leur rôle dans les réactions réciproques dont l'expression constitue la vie élémentaire; c'est le groupement de ces substances hétérogènes, leur instabilité, leurs rapports quantitatifs, qui font que l'ensemble a des manifestations assez spéciales pour qu'on leur ait donné le nom particulier de *vie*. Ce qui prouve qu'il en est bien ainsi, c'est que

l'on a pu reproduire tantôt d'une façon grossière, tantôt avec une approximation saisissante, presque tous les phénomènes vitaux au moyen de substances inanimées ; naturellement, il n'y a que de la ressemblance et non l'identité, puisqu'on opère avec des substances infiniment moins complexes qu'une cellule, mais ce n'en est pas moins frappant : on peut citer les belles expériences de Bütschli qui, en plaçant une émulsion d'huile et de sel dans une goutte de glycérine aqueuse, observe des mouvements amiboïdes et une structure vacuolaire analogue à celle de beaucoup de Protozoaires, celles de Traube et de Leduc qui, immergeant un noyau de sucre et sulfate de cuivre dans une solution de ferrocyanure de potassium, reproduisent des formes extérieures d'êtres vivants avec phénomènes de croissance, et aussi les essais d'imitation de division en remplaçant les corpuscules polaires des mitoses par des aimants, dessinant des lignes de force dans la limaille de fer, ou par des centres de diffusion ; la régénération des cellules mérotomisées (fig. 4), l'un des phénomènes les plus curieux de la vie cellulaire, trouve au moins un parallèle dans la régénération des cristaux.

D'autre part, les phénomènes les plus vitaux, pour ainsi dire, qui caractérisent au premier coup d'œil les cellules libres, c'est-à-dire les mouvements d'apparence volontaire d'un Protozoaire, ont pu être ramenés à des réactions déterminées du complexe cellule sous l'influence d'un excitant précis, réactions d'ordre physico-chimique, telles que modifications de tension superficielle ou de pression osmotique. On trouvera dans l'excellent livre de Verworn, dans l'*Histologie* de Prenant, des études détaillées sur la cellule, considérée comme machine réagissant à un milieu.

L'assimilation ne peut être qu'une série cyclique [1] de réac-

1. Exemple de réaction cyclique :

$CO^2 + C$ incandescent $= 2\ CO$

$2\ CO + 2\ Cl_2$ (à sec et au soleil) $= 2\ COCl_2$

$2\ COCl_2 + 2\ H_2O = 2\ CO^2 + 4\ HCl$

CO^2 représente la cellule ; C, Cl et H^2O sont des aliments ; HCl un produit d'excrétion.

tions entre les corps (aliments) qui pénètrent dans la cellule et les constituants colloïdes et cristalloïdes de celle-ci ; ces réactions donnent comme résultats des substances inutilisables ou déchets et des substances identiques en composition aux constituants cellulaires, de sorte que le cytoplasme et le noyau augmentent de volume, ce qui produit de temps en temps une rupture d'équilibre qui est la *division*.

On ne sait pas s'il y a des énergides qui peuvent évoluer continuellement en suivant ce *cycle simple*, assimilation, croissance, division, assimilation, croissance, etc., dans un milieu convenable, sans que la vie s'éteigne jamais; chez la très grande majorité des Protozoaires étudiés, et probablement chez tous, la machine physico-chimique qu'est l'énergide se détraque ou s'use au bout d'un certain nombre de générations; elle vieillit ou dégénère, comme l'on dit : les Infusoires vieillis, par exemple, sont plus petits, de forme moins régulière (fig. 5), ne se divisent plus et finissent par mourir, mais il est difficile de préciser l'origine de cette sénilité ; peut-être est-elle due à une altération des rapports volumétriques entre noyau et cytoplasme, ces deux collaborateurs, ou à quelque imperfection des réactions cycliques qui produisent

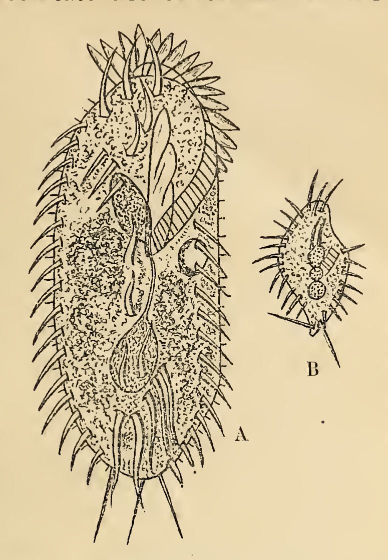


Fig. 5. — Dégénérescence sénile de *Stylonychia pustulata* : A, premier degré de la sénilité ; l'organisation générale a encore peu souffert, la taille seule s'est un peu réduite et est descendue à 140 μ. Le micronucleus est complètement atrophié ; le corps est bourré de proies capturées et en voie de digestion ; l'Infusoire est en train de se diviser.
B, un avorton au dernier degré de la dégénérescence et peu de temps avant la dissolution finale (d'après Maupas, *Arch. Zool. exp.*, 6, 1888).

l'assimilation; on peut du reste retarder l'apparition de la sénilité, peut-être même l'empêcher complètement, en élevant l'Infusoire (Paramécie) en milieu constamment varié : Woodruff (1909) a pu suivre ainsi *Paramecium aurelia* en cycle simple pendant 26 mois (1238 générations).

Chez les Protozoaires dont le cycle simple est susceptible d'être interrompu plus ou moins fatalement par la mort naturelle précédée de sénilité, un curieux processus peut rendre l'état normal aux cellules qui vont vers la dégénérescence : c'est la fusion complète de deux individus, ou l'échange entre deux individus de corps figurés (noyaux) et sans doute aussi de corps dissous, ou bien encore la fusion dans une même cellule de deux noyaux-frères modifiés par un processus qu'on qualifie d'épuration : c'est l'amphimixie par union définitive de gamètes ou d'individus (copulation), ou bien par union temporaire (conjugaison), c'est l'automixie avec ses variétés pœdogame et autogame. Après ces actes sexuels, la constitution normale de l'espèce est rétablie, l'individu est rajeuni, et le cycle simple recommence, pour être interrompu à nouveau par le processus de fécondation.

Anciennes théories vitalistes, voir Dastre, *La vie et la mort,* Paris. —Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, trad. franç., Paris, F. Alcan, 1908. — Prenant, P. Bouin et Maillard, *Traité d'Histologie*, Paris, 1904. — Verworn, *Allgemeine Physiologie*, Iena, 1895. — Wilson, *The cell in development and inheritance*, 2e éd., New-York, 1900.

Cycles des Protozoaires : nombreux travaux dans *Archiv für Protistenkunde* depuis 1902. — Woodruff, Further studies on the life cycle of Paramecium (*Biol. Bull.*, 17, 1909, 287).

LES MÉTAZOAIRES

Le Métazoaire est constitué par un nombre considérable d'unités vivantes ou cellules, groupées en tissus, qui eux-mêmes forment des organes : ce qu'on appelle la *vie* du Métazoaire est la résultante ou la somme des vies élémentaires de ses cellules. La coordination des organes est assurée de

deux façons différentes : 1° par le système nerveux central; 2° par des *hormones* (mot proposé par Starling, en 1907, de ὁρμάω, j'excite). Les hormones sont des agents chimiques qui, transportés par le sang, excitent des organes éloignés; par exemple, l'acide carbonique produit par la contraction musculaire agit sur le centre nerveux respiratoire et assure par cet intermédiaire une augmentation de la ventilation pulmonaire et un apport d'oxygène; la sécrétine pylorique produit une sécrétion seconde du suc gastrique, et la sécrétine intestinale une sécrétion du pancréas et du foie; les hormones de la thyroïde, de l'hypophyse, des capsules surrénales, de la glande interstitielle du testicule, du corps jaune ovarien, agissent sur l'ensemble de l'organisme et plus particulièrement sur certains tissus, etc.

La transmission de la vie aux descendants est l'apanage d'un petit groupe de cellules, dites sexuelles, ou *gamètes :* l'œuf ou gamète femelle, le spermatozoïde ou gamète mâle. La fusion d'un gamète femelle et d'un gamète mâle donne une cellule nouvelle, le *zygote* ou œuf fécondé, qui est capable de se développer en un nouveau Métazoaire. Cette fusion des deux cellules est sans doute, comme chez les Protozoaires, une correction à des disharmonies qui se produisent au cours de la vie, mais elle peut être remplacée parfois par d'autres modes de régulation (inconnus du reste), car la fécondation devient quelquefois très rare ou même ne se produit plus du tout (animaux à parthénogénèse indéfinie).

L'ensemble des cellules sexuelles constitue le *germen*, qu'on oppose au reste du corps, beaucoup plus important par sa masse, le *soma ;* ce dernier, après avoir vécu plus ou moins longtemps, présente le phénomène de la *mort obligatoire* ou mort de l'individu, dont nous examinerons plus tard les processus variés. Quant aux éléments eux-mêmes du soma, les tissus et cellules, la durée possible de leur vie propre est sans doute variable; il en est quelques-uns qui, dans les conditions de leur vie particulière à l'intérieur du Métazoaire,

présentent des phénomènes de sénilité à l'instar de ceux des Infusoires (par exemple cellules nerveuses), et c'est en partie le vieillissement de ces éléments qui amène le déséquilibre et la mort du soma. D'autres tissus semblent pouvoir continuer indéfiniment leur vie propre en cycle simple à condition qu'on les transplante en temps utile d'un Métazoaire dans un autre ; c'est le cas des tumeurs inoculables (tumeur B, tumeur Jensen, sarcome transplantable d'Ehrlich), qui, depuis bien des années, sont transplantées de Souris en Souris, alors que le reste du soma de leur premier possesseur est mort depuis longtemps.

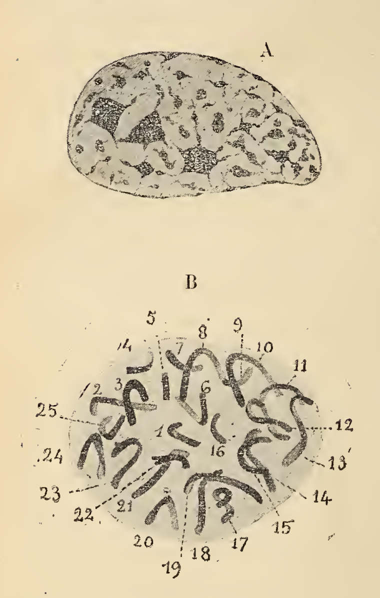


Fig. 6. — A, noyau au repos du péritoine de *Salamandra maculosa*, montrant la chromatine en grains tout à fait irréguliers. — B, noyau (péritoine de Salamandre) se préparant à la division, montrant 25 chromosomes rubanés (un de plus que le nombre normal 2 N) (imité de Della Valle, *Archivio Zoologico*, 4, 1909).

LES CHROMOSOMES

Si l'on considère la série des cellules qui part de l'œuf fécondé et aboutit aux divers groupes cellulaires de l'organisme, on constate un phénomène cyclique bien curieux : le noyau au repos est parsemé de nombreuses granulations de chromatine, qui paraissent dispersées sans ordre ou condensées en nucléoles, karyosomes, etc. (fig. 6) ; au moment de chaque division cellulaire, on voit se développer, apparemment aux dépens de ces granulations, des rubans très colorables (chromosomes) qu'on peut compter. Or, pour les cellules d'une espèce donnée, le nombre de ces chromosomes oscille dans des limites plus ou moins larges autour d'un

chiffre déterminé, qui est le plus fréquent, et qui caractérise l'espèce : ainsi, chez le Lapin, on a compté dans l'amnios et le grand épiploon d'embryons de 36 à 46 chromosomes (une fois 80), le chiffre de beaucoup le plus commun étant 42; chez *Salamandra maculosa*, de 19 à 27 chromosomes, le nombre fréquent étant 24. Dans un exemple célèbre, celui de l'*Ascaris megalocephala univalens,* l'oscillation numérique présente une étendue particulière : l'œuf fécondé a 2 chromosomes rubanés ; une seule lignée cellulaire conserve ce chiffre (fig. 7), c'est celle qui conduit aux cellules mères des organes génitaux ; dans les autres lignées, les chromosomes se présentent comme de petits grains, difficiles à compter, mais assurément très nombreux.

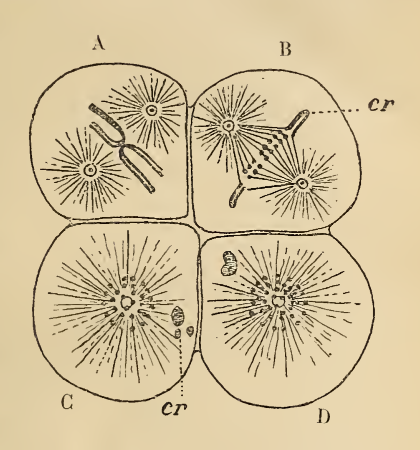


Fig. 7. — Embryon d'*Ascaris megalocephala univalens*, formé de quatre cellules : A est la cellule qui sera la souche des cellules germinales ; elle conserve ses deux chromosomes typiques (2 N) ; B, C et D seront la souche de cellules somatiques ; leur chromatine forme de nombreux petits grains : *cr*, chromatine éliminée dans le cytoplasme (d'après Boveri).

Après chaque division, les rubans chromosomiques se résolvent en grains chromatiques, impossibles à compter, qui se dispersent et semblent même changer de nature chimique, car bien souvent leurs réactions colorantes sont toutes autres que celles des chromosomes ; et cependant, à la division suivante, les rubans réapparaissent identiques à ce qu'ils étaient auparavant, comme nombre, comme taille et comme forme.

L'un des facteurs (et peut-être même le seul) qui détermine le nombre caractéristique des chromosomes pour un animal donné, est la quantité de chromatine que renfermait le noyau de la cellule originelle de cet animal, c'est-à dire de l'œuf

fécondé. Si, par un artifice, parfois réalisé dans la nature, on augmente ou on diminue le nombre des chromosomes du noyau de la cellule originelle, les cellules de l'animal qui en proviendra présenteront un nombre de chromosomes plus ou moins oscillant, mais augmenté ou diminué dans la même proportion. Par exemple, des œufs mûrs de *Parechinus microtuberculatus* sont divisés en deux lots : les uns sont énucléés et les autres conservent leur noyau normal à 18 chromosomes : les deux lots sont fécondés, c'est-à-dire reçoivent le contingent chromosomique du spermatozoïde. Or, les premières cellules embryonnaires des œufs énucléés ont seulement 18 chromosomes (qui leur viennent du spermatozoïde), et celles des œufs normaux en ont de 23 à 35; on admet, sans l'avoir prouvé peut-être suffisamment, que cette disparité numérique, révélée par un volume différent des noyaux, persistera dans toutes les cellules des Oursins développés.

Réduction numérique. — Comme la cellule originelle de chaque Métazoaire, l'œuf fécondé, est constituée par la fusion de deux cellules, il s'ensuit de ce qui a été dit plus haut, qu'il doit s'intercaler quelque part dans le cycle un processus de réduction du nombre des chromosomes, sans quoi le nombre des chromosomes augmenterait à chaque génération ; il en est effectivement ainsi, et cette réduction a lieu au moment de la formation des gamètes (fig. 25 et 41) : les ovogonies et spermatogonies ont encore le nombre caractéristique plus ou moins oscillant, puis à un certain moment (stade synapsis ou de syndèse) qui précède immédiatement la phase de croissance des œufs, il se fait dans les noyaux au repos un travail que nous ne connaissons naturellement que par les images microscopiques, et qui se traduit par l'apparition de chromosomes de forme spéciale, dont le nombre est moitié moindre; auparavant, à l'approche d'une division, il se constituait environ 2 N chromosomes dans le noyau ; dans cette période spéciale de syndèse, il n'en apparaît que N (par

exemple, 12 chez *Salamandra maculosa*). Puis, après une période de repos et d'accroissement (fig. 8), particulièrement longue pour l'ovocyte, se produisent coup sur coup deux divisions dites de maturation, et le gamète est formé avec N chromosomes. Les noyaux N des deux gamètes se fusionnent lors de la fécondation, et le nouvel organisme commence sa vie avec son nombre caractéristique de 2 N chromosomes.

Le processus de maturation (rejet de deux globules polaires) amène à bref délai la mort des œufs, comparativement à

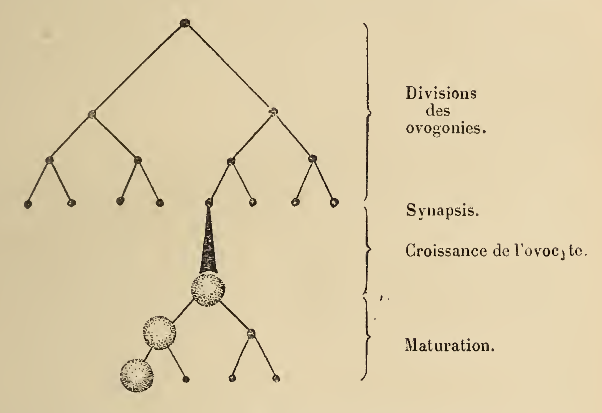


Fig. 8. — Diagramme de l'ovogénèse (d'après Boveri).

ceux qui n'ont pas encore présenté ces divisions spéciales, à moins que les œufs mûrs ne soient fécondés par un spermatozoïde ou que leur évolution soit provoquée par un traitement artificiel (parthénogénèse expérimentale). Au contraire, les spermatozoïdes mûrs, lorsqu'ils sont placés dans un milieu nutritif convenable, par exemple dans l'appareil génital femelle (vésicule séminale de la reine Abeille, oviducte de Poule, utérus de Chauve-Souris, etc.), peuvent rester vivants pendant plusieurs jours et même plusieurs mois.

Toujours est-il qu'un œuf avec N chromosomes renferme tout ce qui est strictement nécessaire à la formation de l'individu, à condition que le complexe ainsi constitué soit mis en branle par un excitant convenable; c'est ce que prouvent les

ingénieuses expériences de parthénogénèse provoquée et de fécondation mérogonique :

I. *Expérience de Delage.* — Sous le microscope, avec une fine aiguille coupante, Delage divise un œuf d'Oursin en deux parties : l'une, aussi petite que possible, renferme le noyau, l'autre est formée uniquement de cytoplasme. Cette seconde partie est isolée dans de l'eau à laquelle on ajoute des spermatozoïdes; l'un d'eux entre dans le fragment anucléé, et la segmentation commence pour se poursuivre jusqu'au stade larvaire caractéristique, le Pluteus. Les noyaux de ce Pluteus renferment uniquement des chromosomes d'origine mâle qui doivent être théoriquement au nombre de N (N = 18 chez *Paracentrotus*, *Echinus*, etc.).

Des œufs anucléés de Dentale, de *Lanice conchylega* ont été fécondés de même et ont poursuivi leur développement jusqu'au stade Veliger pour l'un, Trochophore pour l'autre. Il y a toutes raisons de croire que si l'élevage de ces larves pélagiques était possible, on aboutirait à des adultes normaux.

II. *Expériences de Loeb et Delage.* — Des œufs d'*Asterias glacialis* qui viennent d'expulser leurs globules polaires sont placés dans de l'eau de mer saturée d'acide carbonique, dans laquelle on fait barboter des bulles d'acide carbonique pendant une heure et demie. Placés ensuite dans de l'eau de mer ordinaire, ils se segmentent et le développement se poursuit jusqu'au stade Brachiolaria, les cellules ayant naturellement N chromosomes; Delage a même obtenu de petites Astéries.

Des œufs de *Paracentrotus lividus* ayant expulsé leurs globules polaires sont placés pendant une heure dans de l'eau renfermant un peu de tannate d'ammoniaque. Replacés dans de l'eau de mer, ils se segmentent et évoluent en larves Pluteus, dont quelques-unes ont pu être élevées en petits Oursins.

Il serait du plus haut intérêt de suivre jusqu'à l'état adulte ces organismes qui ont eu comme point de départ un œuf avec

N chromosomes ; si les idées actuellement reçues sur la réapparition cyclique des chromosomes sont exacles, on ne prévoit pas comment pourront se former les gamètes, s'ils seront viables, etc. Dans la nature, il y a bien des animaux à N chromosomes : ce sont les mâles d'Abeilles, de Guêpes et de Fourmis, qui proviennent d'œufs non fécondés (N = 16 chez l'Abeille ; N = 24 chez *Formica sanguinea*), tandis que les femelles provenant d'œufs fécondés ont 2 N chromosomes. Or, il est très remarquable que chez les Abeilles et les Guêpes, la spermatogénèse est modifiée de telle sorte qu'il n'y a pas de réduction, de sorte que les spermatozoïdes ont d'emblée le nombre N, qu'ils ont après réduction chez les animaux à 2 N chromosomes.

Discussions sur l'individualité et le nombre des chromosomes : Boveri, Zellen-Studien (*Jen. Zeit. f. Naturw.*, 39, 1905, 445). — Delage, Études expérimentales sur la maturation cytoplasmique, etc. (*Arch. Zool. exp.*, 3e série, 9, 1901, 301). — Della Valle, L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi (*Arch. Zoologico*, 4, 1909, 1). — Häcker, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger (*Ergeb. u. Fortsch. d. Zool.*, 1, 907, 1).

Bibliographie de la mérogonie et de la parthénogénèse artificielle : Daudin, Travaux et problèmes relatifs à la parthénogénèse artificielle (*Bull. scient. France Belg.*, 43, 1909, 297).

Spermatogénèse des animaux à N chromosomes : Meves, Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Arch. f. mikr. Anat.*, 70, 1907. 414). — Schleip, Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea (*Zool. Jahrb. Anat.*, 26, 1908, 651). — Lams, Les divisions des spermatocytes chez la Fourmi (*Arch. f. Zellforschung*, 1, 1908, 528).

PROMORPHOLOGIE DE L'ŒUF. — LES MORPHOPLASMES

C'est un fait bien connu que le développement commence par la segmentation de l'œuf fécondé en cellules (blastomères), qui augmentent continuellement de nombre en diminuant de taille, et qui, par leur groupement, constitueront les différentes parties de l'animal. On a découvert récemment que chez beaucoup d'espèces (mais non chez toutes), il y avait une

relation inattendue entre ces cellules des tout premiers stades et des parties définies du corps futur. Ainsi, dans l'œuf d'Ascidie, le premier sillon de segmentation de l'œuf fécondé passe par le futur plan de symétrie, et les deux cellules qu'il sépare donneront plus tard les moitiés droite et gauche du corps. Non seulement cela ressort de l'étude détaillée de la segmentation, suivie jusqu'au moment où les organes de la larve sont développés, mais on a pu en donner la preuve expérimentale : si l'on tue d'un coup d'aiguille un des deux premiers blastomères, l'autre continue à évoluer, donne une sorte de demi-gastrula, qui évolue en une espèce de demi-larve à laquelle manquent les organes d'une moitié du corps; la blessure se ferme par croissance de l'ectoderme et on obtient finalement un être comparable à une moitié de Vertébré adulte qui serait enroulée autour d'un cylindre, de façon à effacer la section, par accolement du demi-sternum avec la demi-colonne vertébrale.

De même, si on enlève ou si on tue quelques blastomères à des œufs segmentés d'Annélides, de Mollusques, d'*Ascaris*, de Cténophores, les embryons mutilés continuent à évoluer, mais ils produisent des sortes de monstres, qui ressemblent à des morceaux de larves normales ; il semble, comme le disait Chabry en 1887, que chez les animaux du type de l'Ascidie, « chaque blastomère contient en puissance certaines parties dont sa mort entraîne la perte irrémédiable et que les différentes parties de l'animal sont préformées dans les différentes parties de l'œuf » (p. 289), ou encore « l'œuf d'Ascidie se comporte comme s'il contenait en puissance un seul adulte déterminé et que chaque partie de l'œuf contînt une partie de cet adulte » (p. 209).

Cette manière de voir a été brillamment confirmée pour divers animaux : si on enlève une certaine aire cytoplasmique à un œuf *non fécondé* de Dentale ou de Cténophore, la partie restante, après fécondation, donne naissance à un être incomplet : ainsi Wilson (1904) a montré qu'une petite aire claire

(lobe polaire) du pôle inférieur de l'œuf de Dentale était en relation avec la formation de la région post-trochale de la larve, puisque, lorsque cette aire est enlevée sur l'œuf non

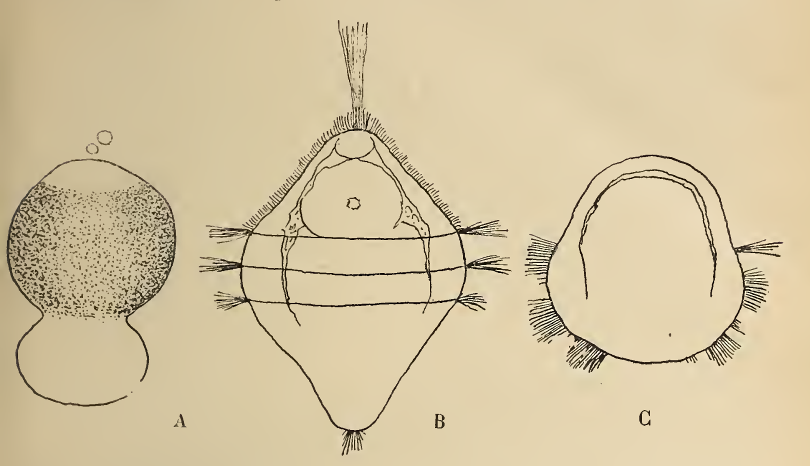


Fig. 9. — *Dentalium entalis* : A, début de la 1re division et formation du lobe polaire ; B. larve trochophore normale de 24 heures ; C, larve de 24 heures, provenant d'un œuf dont on a enlevé le lobe polaire (d'après Wilson, *Journ. exp. Zool.*, 1, 1904).

segmenté (fig. 9), l'embryon qui se développe est régulièrement privé de cette partie, ainsi que du bouquet de cils qui

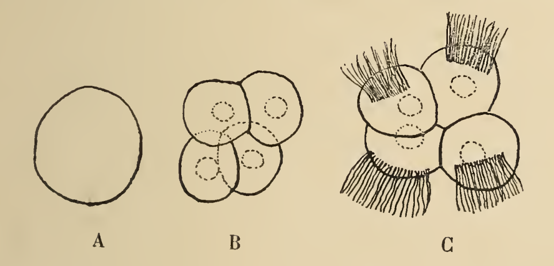


Fig. 10. — *Patella cœrulea* : A, blastomère isolé d'un embryon au stade de 16 cellules ; B, groupe de 4 cellules formé par la division de ce blastomère ; C, le groupe après 24 heures (d'après Wilson, *Journ. exp. Zool.*, 1, 1904).

forme l'organe apical. Donc, avant même que l'œuf ne se segmente, les parties du futur embryon sont en quelque mesure prélocalisées et prédéterminées dans différentes régions du

cytoplasme ovulaire; et il semble bien que la segmentation est un travail de mosaïque, répartissant ces potentialités entre les divers blastomères; ainsi s'explique l'expérience de Wilson (1904) sur *Patella* (fig. 10) : il isole au stade 16 une cellule (trochoblaste) qui, plus tard, dans la larve trochophore normale, aurait contribué à former la bande circulaire de cellules vibratiles; or, ce trochoblaste isolé se divise, donne quatre cellules, qui acquièrent des cils puissants alignés sur un rang, exactement comme si elles étaient à leur vraie place De même Fischel (1898), en déplaçant les micromères de l'œuf de Cténophore, produit un déplacement correspondant des rangées de plaques natatoires de la larve.

Isotropie. — Mais les œufs de tous les animaux ne se comportent pas comme ceux que nous venons d'étudier; si, dans un œuf en segmentation d'*Amphioxus,* on sépare un des blastomères au stade 2, 4 ou même 8, on obtient non pas un monstre abortif, mais une larve naine parfaitement formée; chez des Méduses (*Laodice*), on peut même d'un seul œuf produire jusqu'à 8 et 16 larves naines ; chez les Némertes, un œuf peut être coupé en morceaux suivant n'importe quel plan; les fragments fécondés, s'ils sont de dimensions suffisantes, se développent comme s'ils étaient des œufs complets et donnent des larves naines complètes. Enfin, une blastula de Triton divisée par constriction donne deux embryons nains et complets; ou bien, si l'on écarte l'une de l'autre les deux moitiés de l'œuf segmenté, de façon à ce qu'elles ne restent en contact que par une zone plus ou moins etendue, on obtient un embryon bifurqué à deux têtes dans la région antérieure, tandis que la région postérieure est simple (fig. 11).

Il semble bien que ces œufs *isotropes*[1] ne présentent aucune prélocalisation comparable à celles des œufs de Mollusques, qui seront dits, par opposition, *anisotropes*; il y a du reste toutes les transitions entre les uns et les autres.

1. De ἴσος, semblable, et τροπή, évolution.

Comme le cytoplasme des œufs renferme des substances de teinte et d'aspect différent, sans compter les grains de réserve et le pigment, il était tout naturel de croire que la segmentation des œufs mosaïques réalisait une séparation qualitative de matériaux déterminant des parties du futur embryon, ou *morphoplasmes*, préexistant dans le cytoplasme avant la fécondation ou prenant naissance au cours du développement ; cette séparation qualitative a du reste été suivie, avec

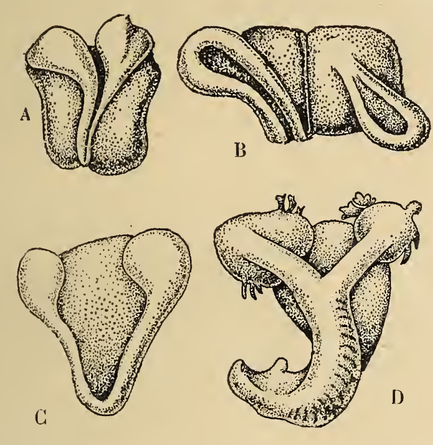


Fig. 11. — A, B, C, doubles embryons de Grenouille, à la suite d'une séparation incomplète des blastomères ; D, têtard à deux têtes (d'après Schultze).

plus ou moins de précision, dans un certain nombre de développements. On pensait qu'elle était très précoce dans les œufs anisotropes, tardive au contraire dans les œufs isotropes de Triton ou d'Oursin. Mais, s'il y a peut-être quelque chose de vrai dans cette conception ingénieuse, il est certain que les substances visibles n'ont pas de rôle spécifique dans la différenciation cellulaire ; en dehors d'eux, l'œuf a une organisation propre, encore mystérieuse, une polarité comme l'on dit, qui dirige la série des changements constituant le développement; en effet, si l'on centrifuge l'œuf (Oursins, Hydatine, Annélides, Mollusques, Chrysoméliens, etc.) de façon à déranger fortement l'arrangement du contenu (fig. 12), il se

segmente comme s'il était normal, et le développement se poursuit sans encombre, bien que les matériaux visibles soient tout autrement répartis ; l'organisation intime de l'œuf n'est détruite que par une centrifugation très forte et prolongée ; des œufs fécondés de *Rana* ou de *Bufo*, ainsi traités, sont

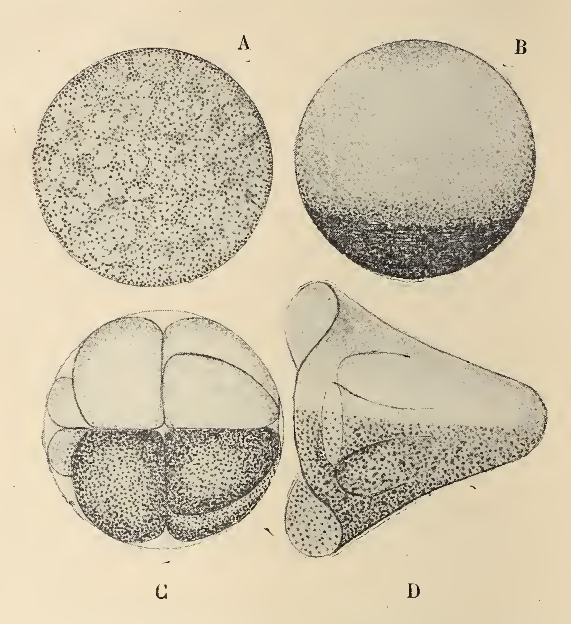


Fig. 12. — A, œuf normal d'*Arbacia*, uniformément piqueté de pigment rouge ; B, œuf après centrifugation, montant des superpositions en strates ; C, stade à 16 blastomères, dont une moitié est seule pigmentée en rouge ; D, Pluteus provenant d'un œuf centrifugé, et parfaitement normal malgré la répartition unilatérale du pigment (d'après Morgan et Spooner, *Arch. f. Entwicklm.*, 28, 1909).

tués, ou meurent après segmentation, ou bien donnent des monstres.

Excellente revue d'ensemble et bibliographie complète dans Przibram, *Experimental Zoology*, Part I, Embryogeny, trad. anglaise, Cambridge, 1908. — Revue de Rabl, *Uber organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung*, Leipzig, 1906. — Wilson (E.-B.), The problem of development (*Science*, 21, 1905, 281).

Travaux sur centrifugation et localisation germinale : Brachet, Recherches expérimentales sur l'œuf non segmenté de Rana

fusca (*Arch. f. Entwicklm.*, 22, 1906, 325). — Hegner, The effects of centrifugal force upon the eggs of some Chrysomelid beetles (*Journ. exp. Zool.*, 6, 1909, 507). — Lillie, Polarity and bilaterality of the Annelid egg (*Biol. Bull.*, 16, 1909, 54). — Morgan et Spooner, The polarity of the centrifuged egg (*Arch. f. Entwicklm.*, 28, 1909, 104). — Whitney, The effect of a centrifugal force upon the development and sex of parthenogenetic eggs of Hydatina senta (*Journ. exp. Zool.*, 6, 1909, 125).

Rôles respectifs des morphoplasmes et du noyau de l'œuf fécondé dans la détermination de l'individu. — Bien qu'il soit difficile, actuellement, de bien comprendre ce que sont les morphoplasmes, on peut conserver ce mot pour désigner les diverses substances qui constituent le cytoplasme de l'œuf. Il n'est pas douteux qu'elles contribuent à déterminer, avec le noyau mixte de l'œuf, les caractères spécifiques et individuels de l'animal. Les croisements entre *espèces* différentes mettent bien ce fait en évidence : si l'on croise une espèce A avec une espèce B, dans le cas où l'espèce A joue le rôle de femelle, le noyau A + B de l'œuf fécondé est accompagné de morphoplasmes M^a , et dans le cas contraire, le noyau A + B est accompagné de morphoplasmes M^b ; on doit donc s'attendre à ce que ces deux combinaisons symétriques donnent des résultats quelque peu différents ; or, c'est bien ce que l'on constate assez souvent : les Mammifères hybrides diffèrent suivant que l'on prend le mâle dans une des deux espèces croisées : ainsi le Mulet (Ane ♂ × Jument ♀) n'est pas identique au Bardot (Cheval ♂ × Anesse ♀).

Mais chez les Mammifères, on peut à la rigueur invoquer les conditions de la vie intra-utérine ; aussi les animaux ovipares sont-ils plus intéressants sous ce rapport ; voici quelques documents précis : le croisement des Papillons *Smerinthus populi* ♂ × *Smerinthus ocellata* ♀ donne une forme *Rothschildi* qui n'est pas identique à la forme *hybridus* née du croisement inverse (Standfuss, 1907). Newman (1908) a croisé dans les deux sens les Poissons *Fundulus majalis* et *heteroclitus*, qui vivent ensemble sur la côte atlantique d'Amé-

rique : les œufs légitimes de la première espèce sont deux fois plus gros que ceux de la seconde, leur développement est plus lent et, à l'éclosion, les alevins sont naturellement plus

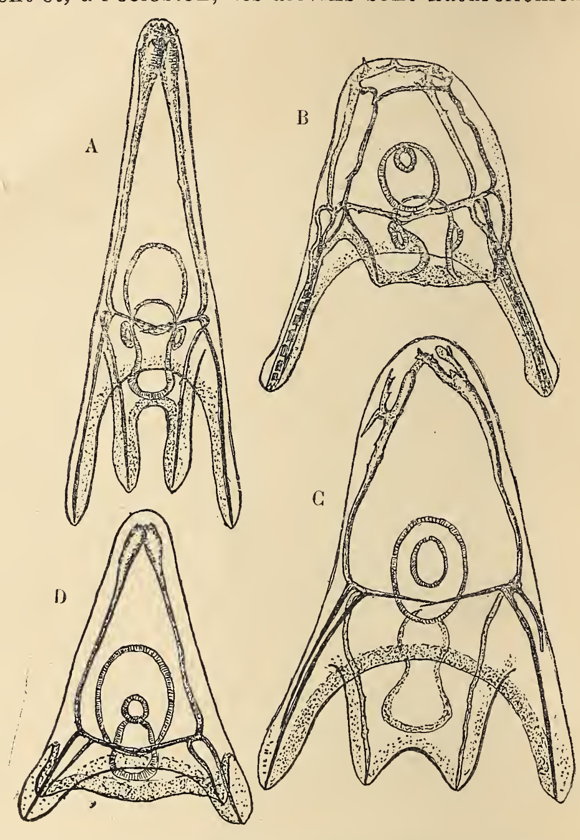


Fig. 13. — Expérience de Boveri : A, Pluteus normal de *Parechinus microtuberculatus*, vu de face ; B, Pluteus normal de *Sphærechinus granularis* ; C, Pluteus hybride (œuf complet de *Sphærechinus* fécondé par un spermatozoïde de *Parechinus*) ; D, Pluteus hybride résultant de la fécondation d'un œuf anucléé (?) de *Sphærechinus* par un spermatozoïde de *Parechinus* (d'après Boveri, *Arch. f. Entwicklm.*, 2, 1895).

gros; or, le croisement *majalis* ♂ × *heteroclitus* ♀ donne des hybrides qui éclosent et vivent plusieurs mois, tandis que les embryons provenant du croisement inverse, après une période de développement normal, s'arrêtent et meurent sans pouvoir sortir de l'œuf; bien que non viables, ils ont tout

l'aspect de la forme paternelle (*heteroclitus*) à l'âge correspondant. Dans ces deux cas, les premiers débuts du développement dépendent en première ligne de l'œuf, c'est-à-dire des morphoplasmes.

Il est évident, dans les exemples ci-dessus, que la collaboration du noyau A + B avec les morphoplasmes M^a et M^b a donné des résultats différents. Il serait bien intéressant de féconder l'œuf *anucléé* d'une espèce A, par un spermatozoïde d'une espèce voisine B, et *vice versa* ; si le développement pouvait se poursuivre assez longtemps, on verrait alors les parts respectives des morphoplasmes et des noyaux dans la détermination des caractères de l'hybride. Assurément, le premier début du développement serait du type maternel, vu les morphoplasmes existant dans l'œuf, mais plus tard, lorsque les noyaux (d'origine paternelle) auraient eu le temps d'exercer leur influence, on ne peut guère prévoir ce qui se produirait. Boveri et Godlewski ont essayé cette expérience capitale, mais sur un matériel assez défavorable : Godlewski féconde des œufs anucléés d'*Echinus* par du sperme d'un Crinoïde (*Antedon*) ; il a pu élever quatre hybrides seulement, jusqu'au stade gastrula, et ils étaient en tout conformes au type maternel. Boveri secoue dans l'eau de mer des œufs de *Sphærechinus,* de telle sorte que beaucoup perdent leur noyau ; il ajoute du sperme d'*Echinus,* et obtient, entre autres (fig. 13), des larves naines à *petits noyaux*, provenant sans doute des œufs anucléés, qui ont seulement les caractères paternels du Pluteus d'*Echinus* ; les autres larves de la même culture, provenant d'œufs nucléés, ont des caractères mixtes. Le noyau paternel déterminerait donc seul les caractères du Pluteus, malgré la présence des morphoplasmes maternels.

Cette expérience célèbre de Boveri a été fortement critiquée, surtout parce que la variabilité des hybrides provenant d'œufs *nucléés* est trop grande pour que la supposition de Boveri, à savoir que ses larves naines proviennent d'œufs sans noyau, ait quelque solidité. Il faut attendre de nouveaux essais.

Hybridation dans les deux sens : Newman, The process of heredity as exhibited by the development of Fundulus hybrids (*Journ. exp. Zool.*, 5, 1908, 503). — Roepke, Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfuss'schen Lepidopterenbastarde (*Jen. Zeit. f. Naturw.*, 44, 1908, 1).

Fécondation hybride d'œufs anucléés : Boveri, Uber die Befruchtungs-und Entw. kernloser Seeigel-Eier (*Arch. f. Entwicklm.*, 2, 1895, 394). — E. Godlewski, Untersuchungen über die Bastardierung des Echiniden-und Crinoidenfamilie (*Arch. f. Entwicklm.*, 20, 1906, 579). — Discussion dans Newman, Further studies of the processus of heredity in Fundulus hybrids (*Journ. exp. Zool.*, 8, 1910, 143).

ONTOGÉNÈSE

L'ontogénèse d'un Métazoaire est réglée, depuis le début de la segmentation jusqu'à l'achèvement de l'être, par les réactions réciproques des cellules, puis des organes d'une part, et du milieu d'autre part; ou, en d'autres termes, le mode de développement, caractéristique de chaque espèce, est exactement conditionné par des facteurs internes (organisation du germe) et des facteurs externes (milieu). En partant d'un germe normalement constitué, dans des conditions de milieu (oxygène, humidité, salure, température, etc.), définissables pour chaque espèce, le mécanisme de conditionnement aboutit à un individu normal, coordonné pour vivre. Bien qu'il ne soit pas très facile de dire le comment et de préciser les interrelations, de mettre en évidence les influences mécaniques et les hormones embryonnaires, il est certain que chaque étape en conditionne une autre, si bien qu'une modification de l'un des facteurs de l'ontogénèse, paraissant insignifiante au début, produisant par exemple un léger retard de développement d'une partie, entraîne des modifications de plus en plus importantes dans les tissus et organes conditionnés par le stade touché, de telle sorte que l'ontogénèse peut aboutir à un monstre non viable.

Les innombrables observations et travaux expérimentaux sur la tératogénèse démontrent cette proposition : je ne citerai

que quelques exemples, particulièrement démonstratifs, portant soit sur une modification du germe, soit sur une modification du milieu.

Modifications du milieu. — Pouchet et Chabry (1889), par addition d'oxalate de sodium, privent presque complètement de chaux l'eau où se développent des larves Pluteus d'Oursins;

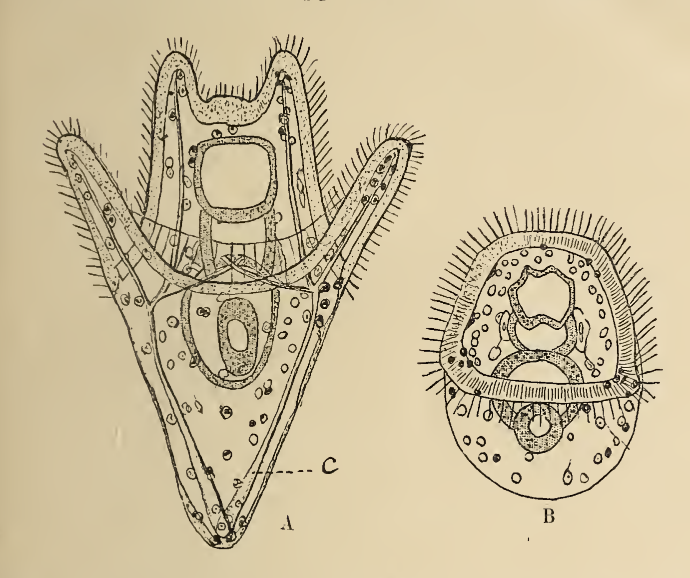


Fig. 14. — A, Pluteus normal de *Parechinus microtuberculatus*, montrant le squelette calcaire *c*; B. larve élevée dans une eau de mer artificielle ne renfermant ni carbonate ni sulfate de calcium (d'après Herbst. *Arch. f. Entwicklm.*, 5, 1897).

la formation des spicules calcaires est rendue impossible, et les bras dont ils forment normalement le squelette ne poussent pas (fig. 14). Les larves de l'Éponge *Sycandra*, élevées dans de l'eau de mer sans chaux, présentent toutes sortes d'irrégularités corrélatives à l'absence de spicules calcaires (Maas, 1906). Stockard (1909) place pendant quelques jours des œufs du Poisson *Fundulus heteroclitus* dans de l'eau de mer renfermant un excès de $MgCl^2$, puis il les remet dans l'eau pure; un grand nombre d'embryons (jusqu'à 50 p. 100)

présentent des anomalies oculaires, notamment un seul gros œil frontal (fig. 15) ; ces cyclopes peuvent du reste éclore et mener la vie libre. L'œil unique a conditionné d'autres particularités : la bouche, au lieu d'être terminale, est portée sur

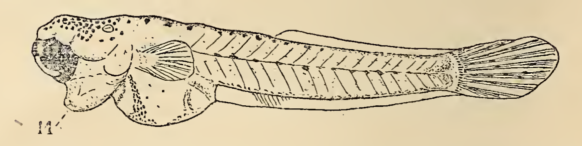


Fig. 15. — Jeune *Fundulus heteroclitus*, éclos depuis une semaine environ, provenant d'un œuf qui s'est développé dans de l'eau de mer additionnée de chlorure de magnésium ; M, bouche placée au sommet d'un museau conique, sous l'œil unique (d'après Stockard, *Journ. exp. Zool.*, 6, 1909.)

un museau conique placé au-dessous de l'œil ; les fentes branchiales sont autrement orientées ; il n'est pas douteux que la constitution du crâne est fortement modifiée, etc.

Modifications du germe. — Chez les Gastropodes sénestres, comme les Physes, certains Planorbes et Ancyles, on sait que l'adulte présente une inversion viscérale complète avec coquille également inverse par rapport au type normal dextre ; or, cette particularité qui modifie tant de choses, a son origine lointaine dans l'œuf même, dont les morphoplasmes ont vraisemblablement une disposition inverse de la normale, d'où changement de l'axe d'expulsion des globules polaires, et inversion de segmentation et de la construction des organes (Conklin, 1903). Nous verrons plus tard que toutes les variations héréditaires ont leur point de départ dans une modification ou *mutation* germinale.

Conklin, Cause of inverse Symmetry (*Anat. Anz.*, 23, 1903, 577). — Stockard, The development of artificially produced cyclopean Fish (*Journ. exp. Zool.*, 6, 1909, 285).

Indication et résumé de nombreux travaux sur la mécanique du développement dans les Traités d'embryologie, notamment ceux de O. Hertwig (*Allgem. Biologie*, Iena, 1906) et de Korschelt et Heider (*Allgem. Theil* du *Lehrbuch*, Iena, 1902-1909).

RÉPÉTITION DE LA PHYLOGÉNIE PAR L'ONTOGÉNIE

On a remarqué depuis longtemps que les stades transitoires que traversent les *organes* dans le développement de l'individu ont souvent une ressemblance frappante avec les états permanents des mêmes organes chez d'autres espèces alliées ; c'est Kielmeyer (1793) qui, frappé par l'analogie d'un têtard de Grenouille avec un Poisson adulte, a parlé l'un des premiers de cette récapitulation; Meckel en 1808, et Serres en 1824, généralisant d'une façon excessive, vont jusqu'à dire que « l'embryogénie de l'Homme reproduit d'une manière transitoire et passagère, l'organisation fixe et permanente des êtres qui occupent les divers degrés de l'échelle animale ».

Nous ne citerons que quelques exemples typiques de ces répétitions : le cœur du fœtus humain est un simple tube courbé en anse et subdivisé en une oreillette qui reçoit le sang du sinus veineux, puis en ventricule et en bulbe; or, le cœur permanent des Poissons est aussi un tube comprenant une oreillette, un ventricule et un bulbe. Le squelette axial de l'*Amphioxus* est constitué par une notocorde élastique, à laquelle se relient des membranes formant gaine pour le système nerveux et les viscères et servant à l'insertion des muscles; chez les Sélaciens, la notocorde est entourée d'anneaux vertébraux cartilagineux, et enfin chez les Vertébrés supérieurs, ces vertèbres sont ossifiées ; or, un embryon de Mammifère a d'abord une notocorde, que le conjonctif enveloppe d'une *gaine squelettogène;* au sein de ce mésenchyme apparaissent des vertèbres cartilagineuses qui s'ossifieront plus tard. Un Gastropode marin, la Fissurelle, a une coquille conique perforée au sommet d'un orifice branchial (fig. 16); chez la très jeune Fissurelle, le trou branchial n'a pas cette position, il est d'abord marginal, échancrant la base du cône, puis il monte le long d'une génératrice pour s'arrêter au sommet ; or, on connaît à l'état permanent, dans des genres alliés aux

Fissurelles, tous ces stades transitoires : les *Hemitoma* et *Emarginula* ont une échancrure branchiale marginale ; chez *Rimula* et *Craniopsis*, le trou est à mi-chemin entre le bord et le sommet; il atteint ce dernier chez *Puncturella* pour devenir franchement apical chez *Fissurella*. Enfin, l'*Antedon*, le seul Crinoïde libre de nos côtes, qui se cramponne aux objets par ses cirres aboraux, a dans le jeune âge un stade

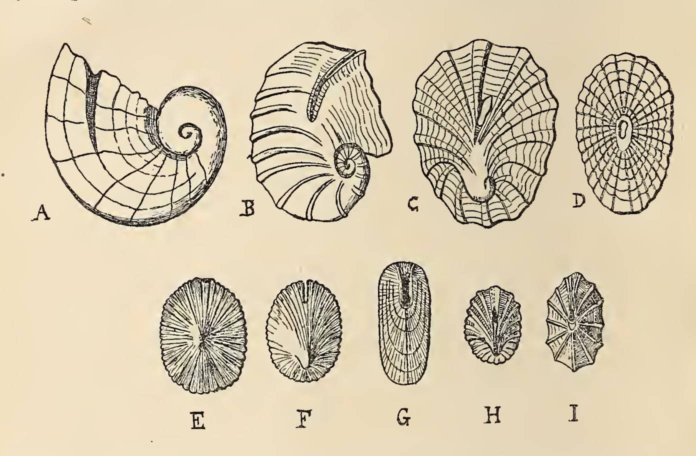


Fig. 16. — Parallélisme de l'ontogénie et de la phylogénie chez les Fissurellidés : A, B, C, trois stades du développement de *Fissurella*, montrant la disparition graduelle de la spire et la migration de la fente branchiale ; D, *Fissurella* adulte (d'après Boutan, *Arch. Zool. exp.*, 2me sér., 3 bis, 1885).

E à I, coquilles de divers genres de la même famille, montrant des positions parallèles de l'orifice branchial : E. *Hemitoma*, simple indentation du bord ; F, *Emarginula ;* G, *Macroschisma ;* H, *Craniopsis* ; I, *Puncturella* (d'après Cooke, Molluscs, *The Cambridge Nat. Hist.*, 1895).

fixé au sol par une tige formée d'articles, qui rappelle beaucoup celle des *Thiolliericrinus* jurassiques, dont beaucoup d'espèces montrent une perte graduelle de la tige et le développement de cirres autour de la base du calice.

Ces répétitions, dont on pourrait citer des centaines d'exemples, sont, il est inutile de le dire, tout à fait inexplicables dans une théorie créationniste; elles ont reçu, lors de l'avènement du transformisme, une interprétation infiniment séduisante; pour Fritz Müller (1864), ces stades parcourus

rapidement dans l'ontogénie d'une espèce, sont l'image, la répétition plus ou moins fidèle des variations que l'espèce, au cours des siècles innombrables, a subies avant d'arriver à son état actuel : l'*Antedon* a été jadis un Crinoïde à tige fixée au sol; à la suite d'une évolution lente ou rapide, il est

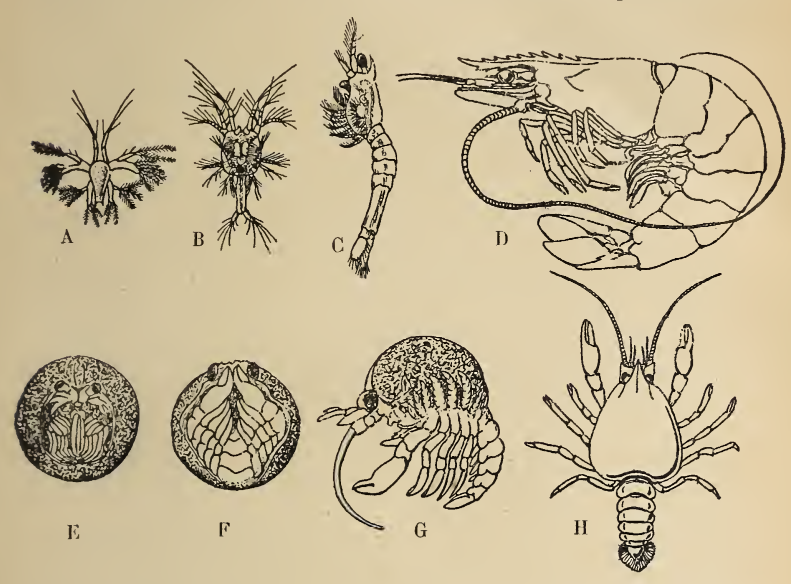


Fig. 17. — Développement de deux Crustacés Décapodes (d'après F. Müller et Huxley) : A, B, C, D, formes larvaires de *Peneus* (développement dilaté) ; E, F, G, H, stades du développement condensé d'*Astacus*.

devenu libre, mais ce stade ancestral est maintenant retracé dans son ontogénie. Comme l'a dit Haeckel dans une phrase lapidaire (1866) : *l'ontogénie est une courte récapitulation de la phylogénie*. Ou, pour autrement parler, la phylogénie est la cause mécanique de l'ontogénie : c'est ce que l'on appelle la *loi biogénétique fondamentale*.

Une application très intéressante de cette loi a été de donner une explication simple des organes transitoires des embryons, qui ne peuvent leur être d'aucune utilité : dents rudimentaires des fœtus de Baleines, qui ne percent jamais les gencives et qui s'atrophient sans avoir servi (souvenir de l'état cétodonte des ancêtres des Baleines); fentes branchiales

du cou des Mammifères, souvenir d'un état pisciforme à respiration aquatique; coquilles transitoires des Mollusques Nudibranches, nus à l'état adulte, mais descendant de Gastropodes abrités, etc.

Mais il est évident que la loi n'est pas applicable à toutes les ontogénies et qu'elle demande des correctifs : voici (fig. 17) deux Crustacés Décapodes qui ont eu incontestablement une généalogie commune : or l'un d'eux, le *Peneus*, passe dans son développement, à partir de la sortie de l'œuf, par les stades successifs de Nauplius, Metanauplius, Protozoé, Zoé et Mysis, tandis que l'autre, l'Écrevisse, éclôt sous une forme peu différente de celle de l'adulte, après avoir suivi dans l'œuf un développement aussi direct que possible. D'autre part, voici des Insectes qui ont eu sûrement un ancêtre commun; les uns éclosent sous une forme peu différente de celle de l'adulte (Sauterelle), tandis que d'autres passent par des formes larvaires dites chenille, asticot, larve chasseresse, larve melolonthoïde, du reste très différentes les unes des autres. Enfin, remarquons avec von Baer qu'il est sûrement inexact de dire que l'ontogénie d'un individu est une répétition abrégée de sa généalogie; la loi, si loi il y a, ne s'applique qu'aux organes pris en particulier et non pas à l'organisme entier : un embryon humain peut avoir des fentes branchiales, une notocorde, un cœur, etc., rappelant séparément ceux d'un Poisson, mais il n'y a aucun moment où il ait exactement l'organisation d'un Poisson : si, à trois semaines, il a une notocorde, un cœur tubulaire, des fentes branchiales (du reste imperforées), les yeux sont encore des vésicules cérébrales, sans cristallin, les oreilles internes de simples poches; le foie est à peine représenté par deux petits tubes, et il y a un début de gouttière trachéale; évidemment, chaque organe suit son ontogénie propre d'un pas plus ou moins rapide.

Il a bien fallu admettre que le prétendu témoignage historique conservé dans le développement pouvait être altéré au moins par deux processus :

1° L'ontogénie a pu se compliquer par des adaptations secondaires à des conditions d'existence spéciales, qui n'ont aucun rapport avec les stades ancestraux; presque toutes les formes larvaires rentreraient dans cette catégorie. Les développements que l'on qualifie de *dilatés* seraient ainsi, pour prendre les expressions d'Haeckel, un mélange de *palingénie* (de παλιγγενεσία, renaissance), c'est-à-dire de stades ancestraux répétés, et de *cœnogénie* (de καινός, nouveau) ou caractères adaptatifs intercalés.

2° Dans un nombre considérable de groupes ou d'espèces, l'ontogénie tend à suivre une marche de plus en plus directe, effaçant ainsi graduellement les stades ancestraux et adaptatifs parcourus dans les développements dilatés : on dit qu'il y a accélération embryogénique ou *tachygénèse* (de ταχύς, rapide, et γενεσις, génération) amenant au développement *condensé* ou *direct*.

L'effacement des stades est extrêmement capricieux et sans aucun rapport avec leur ancienneté ou leur durée pendant de longues périodes géologiques : les embryons d'Orvet (*Anguis*) et de Serpents ne présentent aucun indice de membres, bien que ces animaux descendent incontestablement de Reptiles marcheurs ; les Oiseaux ont à l'état embryonnaire des ailes et pas de dents (il y a des crêtes dentaires, mais les dents ne se forment pas), alors qu'ils descendent de Reptiles quadrupèdes et dentés; le développement des membres des Ongulés monodactyles (Cheval) ne montre plus rien de la disposition plantigrade et pentadactyle de leurs ancêtres lointains. Les Mollusques sans coquille à l'état adulte en ont généralement une à l'état larvaire, exception faite pour un Nudibranche, le *Cenia Coksi*, qui est constamment nu; du reste, les Limaces qui n'ont à l'état adulte qu'une coquille interne tout à fait rudimentaire, ont aussi à l'état larvaire une coquille interne non moins réduite, bien que ces animaux soient sans conteste les descendants de Pulmonés à grande coquille externe.

Tous ces faits, quelque peu contradictoires, ne laissent

subsister de la loi du parallélisme qu'un à peu près, néanmoins plein d'intérêt; voici, semble-t-il, comment on peut la comprendre : tout caractère, par exemple la présence de pattes chez un Lézard, est, en dernière analyse, contenu en puissance dans l'œuf; il y a dans celui-ci quelque chose, chromatine spéciale ou morphoplasme, qui, lorsque l'embryon se développe dans des conditions normales, est responsable de la production de pattes. Or, bien que nous ne sachions pas par le menu comment le Serpent est descendu du Lézard, il est évident que les mutations qui les séparent ont porté, graduellement ou brusquement, sur le morphoplasme déterminant des pattes; ou celui-ci ne se forme plus, ou il se développe en quantité insuffisante, ou il sert à édifier autre chose : le stade quadrupède est alors définitivement effacé et ne peut plus se répéter dans l'ontogénie du Serpent.

On peut concevoir aussi que les mutations portent sur l'évolution des morphoplasmes; ceux-ci se forment, conditionnent l'esquisse de l'organe ancestral, mais celui-ci est arrêté dans son développement ou supplanté par des organes nés plus tard, ou bien sert de substratum indispensable (*organes médiateurs* de Kleinenberg) à des complications ultérieures : le morphoplasme notocordal se forme bien chez un embryon humain, mais son évolution est interrompue par celle des morphoplasmes cartilagineux, dont le produit évoluera plus tard en squelette osseux; la notocorde qui assurément ne joue chez l'embryon aucun rôle de soutien, est peut-être un centre de rassemblement indispensable pour les cellules mésenchymateuses qui donneront le cartilage. Il y a ainsi des substitutions qui répètent les divers stades parcourus dans le temps; on comprend alors pourquoi l'organe palingénique ressemble non pas à un organe fonctionnel ailleurs, mais à l'état embryonnaire de celui-ci; la coquille d'une larve de Mollusque nu n'est pas construite comme une coquille de Mollusque normal et adulte (différences de taille mises à part), mais bien comme la coquille embryonnaire de

ce dernier; le cœur à deux loges de l'embryon de Mammifère ressemble à celui d'un embryon de Poisson, beaucoup plus qu'au cœur d'un Poisson adulte.

En somme, quand il y a un parallélisme frappant entre les états fixés d'un organe, reconnus par l'anatomie comparée, et les stades transitoires du même organe au cours de son développement, on peut admettre avec une quasi-certitude que ces derniers ont une valeur palingénique et nous renseignent sur les étapes parcourues par l'organe dans le temps; mais en l'absence de ce critérium, il est impossible de dire si tel stade remarquable d'une évolution retrace une forme ancestrale ou est cœnogénétique; toute discussion à cet égard est parfaitement stérile. Bien que la très grande majorité des Crustacés passent au début du développement par un stade Nauplius (fig. 17, A), on ne peut savoir s'ils ont eu réellement un ancêtre naupliforme se reproduisant à cet état, ou bien si c'est un stade cœnogénétique intercalé; mais il est certain que l'*Antedon* a eu autrefois un ancêtre muni d'une tige fixée au sol, que l'Homme a eu des ancêtres munis d'une notocorde, de fentes branchiales (par conséquent de branchies fonctionnelles), d'un cœur à deux loges, etc., ancêtres qui sans doute ont été pisciformes, sans qu'il soit possible de préciser davantage.

Excellent travail d'ensemble sur cette question : Vialleton, *Un problème de l'Évolution*, Montpellier, 1908. — C. Vogt, Quelques hérésies darwinistes (*Revue Scient.*, 38, 1886, 481).

EXCITATION FONCTIONNELLE, RÉGULATION, CORRÉLATION

Dès la période embryonnaire jusque vers la fin de l'existence, les organes, tissus et cellules des Métazoaires ont la propriété extraordinaire de réagir d'une façon adaptative à un grand nombre d'excitations qu'on peut appeler normales. Cette propriété régulatrice joue dans le jeune âge un rôle

capital dans l'auto-construction de l'organisme, lorsque les organes et tissus se constituent, en modelant dans un sens utile les plus fins détails de la structure, et plus tard permet à l'organisme de se comporter au mieux lors de légers changements dans les conditions d'existence, ou de revenir à un état d'équilibre physiologique lorsque l'état normal est légèrement troublé par quelque cause.

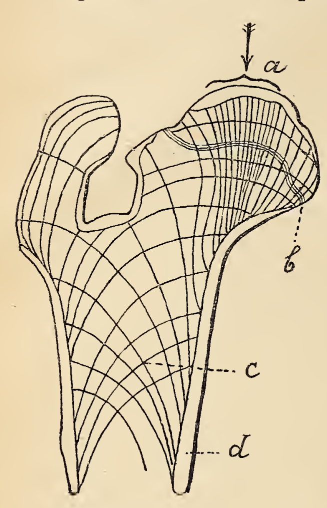


Fig. 18. — Coupe de la tête du fémur d'un Chien adulte, montrant l'architecture de la spongiosa ; *a*, travées principales de pression, répondant au poids du corps ; *b*, cloison intermédiaire de l'épiphyse ; *c*, travées de pression et de traction ; *d*, étui d'os compact (d'après R. Schmidt, *Zeit. f. wiss. Zool.*, 65, 1899).

Les exemples les plus saisissants sont peut-être ceux qui ont trait au squelette et aux muscles. Quand on examine la structure d'un os long, le fémur par exemple, on constate qu'elle est rationnelle, c'est-à-dire répond aux nécessités mécaniques (fig. 18) : le corps est un cylindre creux, beaucoup plus résistant à la rupture qu'une colonne pleine, comme on sait; un manteau d'os compact entoure le tissu mou de la moelle ; les extrémités de l'os sont remplies d'un réseau de spongiosa dont les travées répondent *grosso modo* aux lignes isostatiques de pression ou de traction suivant les régions, l'os ayant à supporter des pressions des os adjacents et à résister aux muscles qui s'insèrent sur lui. Or, cette architecture complexe est due à l'auto-construction : en effet, lorsqu'on soumet un solide à une pression, traction, torsion ou flexion, on sait que les effets se propagent dans l'intérieur suivant certaines directions et y produisent des modifications de l'état primitif; or, l'os en voie de formation réagit de telle sorte que c'est précisément suivant ces lignes de traction et de pression que

se fabriquent les travées de tissu osseux, reliées les unes aux autres par de petits ponts transverses; les régions qui ne travaillent pas ne s'ossifient pas. Ce qui prouve bien que cette architecture est une réponse aux excitations, c'est qu'il s'en forme une nouvelle dans les os fracturés et raccommodés obliquement, et là encore elle est rationnelle, adaptée *grosso modo* aux conditions mécaniques de la région fracturée qui peuvent être forts différentes des normales.

Non seulement la structure fine, mais la forme et la taille mêmes de l'os sont déterminées par les pressions et tractions, qui le modèlent comme une cire molle dans le sens de l'utilité. Il y a à ce sujet de très nombreuses observations : Sédillot (1864) enlève à de jeunes Chiens la partie moyenne des deux tibias; le poids du corps qui se partageait jadis entre le tibia et le péroné porte maintenant sur ce dernier seul. Longtemps après l'opération, on constate que les péronés, qui sont normalement cinq à six fois moins épais que le tibia, ont pris des dimensions qui surpassent celles de cet os. W. Roux (1902) a observé deux Chiens dépourvus de pattes antérieures, qui se déplaçaient par sauts comme un kanguroo; à la suite de ce travail inaccoutumé, le tibia était devenu plus gros que le fémur. Enfin, quand on supprime des segments osseux dans une série linéaire, les segments voisins de la région enlevée s'allongent. Inversement, un os qui ne travaille pas (membre immobilisé) se décalcifie d'une façon frappante.

Les pressions et tractions produisent des résultats adaptatifs analogues sur le tissu conjonctif : une articulation qui travaille beaucoup a ses cartilages diarthrodiaux plus épais et à substance fondamentale plus abondante; l'absence de pression, avec mobilité conservée, amène l'atrophie du cartilage qui s'amincit, les cellules n'étant plus séparées les unes des autres que par de minces travées de substance intercellulaire. C'est par une adaptation analogue que le groin du Sanglier élevé en domesticité se raccourcit beaucoup à la suite du défaut d'usage; que la lumière d'une petite artère s'élargit

sous l'influence de la pression sanguine quand elle est forcée, à la suite de l'interruption d'un gros tronc artériel, de remplir la fonction de ce dernier.

Un des résultats les plus extraordinaires de cette faculté d'auto-construction adaptative est la genèse des *pseudarthroses* (fig. 19); après luxation d'un os, la cavité articulaire ancienne perd son cartilage de revêtement, se comble et disparaît, pendant qu'à la place qui est maintenant en contact avec la tête de l'os, il se fait une articulation nouvelle, plus ou moins

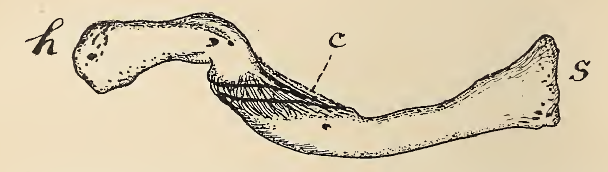


Fig. 19. — Pseudarthrose fibreuse dans une clavicule droite (Homme), à la suite d'une fracture : *c*, capsule fibreuse formée autour des deux fragments et entre eux ; *h*, extrémité humérale de la clavicule ; *s*, extrémité sternale.

parfaite : il se dessine par prolifération de l'os une cavité qui se revêt de cartilage, puis des ligaments articulaires s'organisent, ainsi qu'une bourse synoviale, et le membre luxé peut désormais exécuter des mouvements; de même les deux fragments d'un os cassé en travers peuvent former une pseudarthrose fibreuse, du conjonctif orienté constituant une capsule articulaire.

Les muscles présentent une auto-régulation non moins évidente; quand on examine leur architecture, on constate qu'elle est rationnelle comme celle des os, c'est-à-dire que la disposition et la longueur de leurs fibres sont précisément celles qui conviennent le mieux pour l'effet à produire. Un muscle peut être comparé à un faisceau de fils de caoutchouc qui peuvent s'allonger et revenir à leur position d'équilibre; si les fils sont courts, un faible déplacement sera seul possible; s'ils sont longs, ils pourront présenter un grand raccourcissement; d'autre part, il est évident que de deux fils de même longueur,

mais de section différente, c'est le plus gros qui supportera la charge la plus forte; le muscle devra donc être d'autant plus gros (c'est-à-dire à fibres plus nombreuses) qu'il devra développer un effort plus considérable. La réalité correspond bien aux nécessités théoriques : en effet, quand un muscle qui n'a à produire que des mouvements peu étendus (et qui par conséquent doit être court), a cependant deux points d'insertion très éloignés l'un de l'autre, on constate qu'une partie seulement du muscle a la structure utile; le reste est un tendon. De plus, le rapport exact de longueur entre la partie contractile et la partie tendineuse du muscle peut se modifier sur un même individu, suivant que les mouvements possibles sont plus ou moins étendus; c'est ce que prouve bien l'expérience suivante, due à Marey (1887) : le Lapin ayant un calcanéum très long, le muscle gastrocnémien qui s'insère sur cet os par le tendon d'Achille, doit donc produire des mouvements étendus, et il a normalement des fibres musculaires d'une certaine longueur ; si on diminue par résection la longueur du calcanéum, on constate après un an de survie que le gastrocnémien a une partie utile plus courte et un tendon d'Achille plus long, ce qui est rationnel puisque le raccourcissement du muscle est moindre; Joachimsthal (1896) a refait avec succès cette expérience sur le Chat. Dans les deux cas, le muscle ne s'épaissit pas, ce qui devrait être cependant puisque, agissant sur un bras de levier plus court, il doit être plus puissant pour produire le même effet.

Une observation parallèle nous est fournie par la comparaison du mollet du nègre avec celui du blanc (fig. 20) : on sait que ce dernier a un mollet saillant, à courtes fibres musculaires prolongées par un long tendon d'Achille, tandis que le nègre a un gastrocnémien plus grêle, à fibres musculaires assez longues. Or, comme dans les deux cas l'effet à produire (soulever le corps sur la pointe des pieds) est le même, si le muscle est rationnel, c'est que le gastrocnémien du nègre doit produire un mouvement plus étendu que celui du blanc;

effectivement, la saillie du calcanéum en arrière de son axe de rotation est représentée par le chiffre 7 chez le nègre et 5 chez le blanc.

L'effet adaptatif de l'usage et du non-usage est bien connu

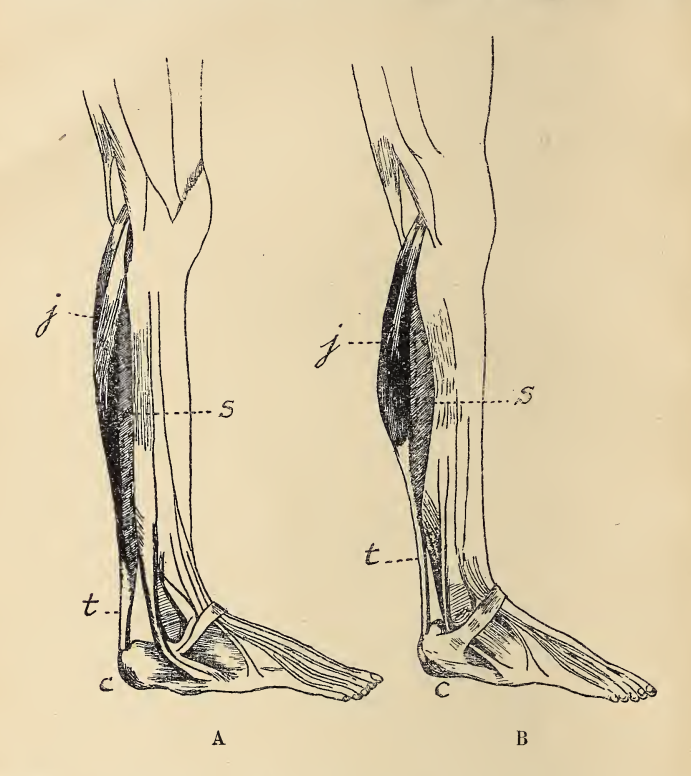


Fig. 20. — A, jambe de nègre ; B, jambe de blanc, montrant la moins grande longueur du calcanéum, la plus forte saillie des muscles jumeaux, et la plus grande longueur de la partie tendineuse ; *c*, calcanéum ; *j*, jumeau externe ; *s*, soléaire ; *t*, tendon d'Achille (d'après Marey, *C. R. Acad. Sc. Paris*, 105, 1887).

pour les muscles : il suffit de citer le gros cœur des vieillards compensant l'élasticité moindre des artères, le grossissement rapide des muscles exercés méthodiquement et la réduction des muscles non fonctionnels des membres immobilisés. Dans les deux cas, l'état moyen réapparaît du reste très vite, quand cesse la cause modifiante.

D'autres tissus présentent des phénomènes analogues; il y a régulation du travail des glandes (hypertrophie compensatrice d'un rein quand on a enlevé son symétrique, ou d'un fragment restant de foie, de thyroïde; régulation des glandes digestives suivant les aliments absorbés, etc.), régulation des tissus épithéliaux (formation de régions cornées là où il y a un frottement répété, poussée ou chute des poils suivant l'abaissement ou l'élévation de la température), etc. Un animal transporté à une certaine altitude présente une augmentation des globules et de l'hémoglobine, compensant la diminution de tension de l'oxygène; il y a de même une fréquente hyperglobulie chez les malades emphysémateux souffrant d'insuffisance respiratoire. Chez des animaux à branchies (larves de Batraciens et Protée), le même résultat est obtenu par un processus tout différent : les branchies externes s'allongent ou régressent, paraît-il, suivant qu'il y a peu ou beaucoup d'oxygène dans l'eau.

Outre ces régulations anatomiques pour ainsi dire qui se traduisent par un changement morphologique, il y a d'innombrables régulations invisibles; par exemple, les animaux marins littoraux peuvent vivre dans un milieu à température et à salure légèrement variables, adaptation aux pluies qui diluent l'eau superficielle et aux chaleurs qui la concentrent; dans ce cas, l'équilibre osmotique entre le milieu externe et le sang se réalise par sortie ou entrée d'eau. Il faudrait citer encore l'acclimatation aux poisons ingérés à petite dose et aux températures élevées, le phénomène si extraordinaire de l'immunité qui suit les maladies microbiennes dont l'organisme a guéri, etc. La régénération, sorte d'ontogénèse nouvelle entrant en jeu après une perte de substance et aboutissant à une restitution plus ou moins exacte de l'état normal, est encore un phénomène d'auto-construction régulatrice, très développée chez certains animaux inférieurs.

En somme, la régulation fonctionnelle est un phénomène

d'une grande généralité; grâce à cette propriété, les organes, dans certaines limites, réagissent aux excitations normales pour le mieux de l'individu : ainsi un appareil dont le fonctionnement s'exagère tend à l'hypertrophie; un autre dont le fonctionnement diminue ou s'annule tend à régresser; ce qui permet de dire dans une certaine mesure que *la fonction fait l'organe.* La vie serait presque inconcevable si les êtres n'avaient pas acquis dès le début ces réactions utiles, qui remplacent pour eux le mécanicien dont la charge est précisément de régler en plus ou en moins la marche des machines industrielles; lorsque celles-ci s'usent, lorsque les Métazoaires vieillissent, le réglage devient de plus en plus difficile.

Le conditionnement réciproque des organes et le fait de la régulation et de l'auto-adaptation fonctionnelle expliquent, au moins en partie, ce que l'on a désigné sous les noms assez vagues de *force coordinatrice de l'organisation* ou *coaptation des organes.* Si l'on considère le grand Cerf d'Irlande (*Cervus giganteus*) dont les bois gigantesques, de 2 à 3m,50 d'envergure, ont un poids considérable, il est évident qu'à chaque étape dans le temps de la croissance de ces bois, ceux-ci ont conditionné, dans chaque individu en particulier, d'abord un crâne épaissi pour les porter, puis un renforcement des vertèbres cervicales et de leurs ligaments pour soutenir la tête, puis un accroissement de puissance du train antérieur, et sans doute encore bien d'autres choses, dans peut-être tous les organes du Cerf. Tout se tient d'une façon obligatoire, sous peine d'impossibilité de vivre.

Si générales que soient les réactions d'adaptation fonctionnelle, il ne faut pas oublier que leur étendue varie extrêmement suivant les espèces et les individus, ce qui joue un rôle capital dans l'extension des animaux en les rendant plus ou moins dépendants des conditions du milieu. Elles ne se produisent que dans certaines conditions : ainsi, certaines substances toxiques ou inoffensives (blanc d'œuf, lait, sérum),

injectées à très petite dose à un animal, lui confèrent non pas l'immunité, mais un état inverse, l'*anaphylaxie*, qui le rend extrêmement sensible à une seconde injection de la substance productive de cet état; elle peut alors avoir l'effet d'un poison violent. On pourrait trouver facilement bien d'autres exemples de réactions non adaptatives, ou disharmonies.

Ouvrage fondamental : Roux (W.), *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen*, 2 vol., Leipzig, 1895. — Architecture des os, voir Hertwig (O.), *Allgemeine Biologie*, Iena, 1906. — Fuld, Ueber Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden in Folge Mangels der Vorderbeine (*Arch. f. Entwicklm.*, 11, 1901, 1). — Architecture des muscles : Joachimsthal, Ueber selbstregulatorische Vorgänge am Muskel (*Arch. f. Physiol.*, 1896, 338). — Weiss (G.), *Traité de Physique biologique*, Paris, 1901.

Régénération : Przibram, *Experimental-Zoologie*, 2, Regeneration, Leipzig, 1909. — Acclimatation : Davenport, *Experimental Morphology*, I, New York, 1897. — Immunité : Metchnikoff, *L'immunité dans les maladies infectieuses*, Paris, 1901.

Anaphylaxie : Revue par Romme (*Revue gén. d. Sc.*, 20, 1909, 530).

COMPORTEMENT DES ANIMAUX

Quand on examine un animal dans la nature, Infusoire microscopique qui se déplace dans une goutte d'eau, Crabe qui erre sur une plage, Insecte qui vole, on est tenté de croire, par analogie avec l'Homme, que leurs actions sont volontaires et dirigées vers des buts définis, connus de l'animal; on est tenté de dire — et on a dit — que la Coccinelle monte au sommet des branches de Groseillier *pour* y chercher les Pucerons dont elle fait sa nourriture, que le Crabe se dirige vers la mer *pour* aller y chercher l'eau dont il aura besoin pour sa respiration, etc. En réalité, la manière d'être d'un animal dans son milieu, son *comportement*[1], est la résultante d'une quantité de réactions obligatoires à des excitations externes; par des artifices expérimentaux, on peut isoler ces

1. Mot de vieux français, proposé par Piéron pour traduire le terme anglais *behavior*.

excitations et montrer leur effet propre; on a ainsi établi une classification provisoire des réactions, suivant leur degré de complication.

I. — Réflexe

L'acte élémentaire est le réflexe, réaction invariable limitée à une partie de l'organisme, répondant à une excitation sensitive précise; par exemple le réflexe rotulien, le réflexe de la glande maxillaire, le mouvement du cœur, etc.

Je serais tenté de ranger parmi les *réflexes totaux* certaines réactions défensives, telle que l'attitude bizarre de la Mante religieuse lorsqu'elle est inquiétée, telle que la mort apparente de certains Insectes et Crabes qui, lorsqu'on les touche, reploient leurs antennes et leurs pattes et se laissent rouler sur le sol : Holmes a montré en effet que des Ranâtres, même décapitées, tombent en mort apparente comme les Insectes intacts. L'autotomie, la fuite prendraient place dans cette catégorie.

II. — Réactions du type des tropismes

Les *tropismes* (de τρέπειν, tourner) ou *tactismes*, mots synonymes, sont des orientations d'animaux libres ou fixés, soit que l'animal se dirige ou marche en droite ligne vers l'agent excitant (tropisme positif), soit qu'il fuie (tropisme négatif) ; elles sont déterminées par des agents tels que la pesanteur, la lumière, des courants d'air ou d'eau. Si l'organisme reçoit une plus forte excitation sur un côté du corps, il se meut de telle manière que cette excitation asymétrique devient symétrique ; en d'autres termes, il se produit une orientation, une situation équilibrée; et quand l'animal s'en écarte, il tend à y revenir automatiquement. On peut le démontrer par deux procédés différents :

1° Un animal à tropisme positif pour la lumière est placé à une certaine distance de deux écrans symétriques d'égal éclairement qui le sollicitent également; il se dirige alors

suivant la bissectrice de l'angle formé par la rencontre des deux lignes réunissant les écrans et ses yeux (Littorines).

2° On noircit d'un vernis opaque l'un des yeux d'un animal bilatéral, par exemple le Papillon *Vanessa antiopa*, à tropisme positif pour la lumière; l'œil intact étant seul impressionné par la lumière, l'animal se comporte comme si l'œil noirci était dans l'ombre, c'est-à-dire qu'il ne peut plus atteindre la position d'équilibre; il tourne en cercle, l'œil intact du côté du centre. Si c'est un animal à tropisme négatif, le mouvement de manège aurait lieu en sens inverse, l'œil noirci du côté central.

Géotropisme. — Chez les Hydraires fixés, placés horizontalement, les tiges se redressent et croissent de façon à ce que l'extrémité libre soit tournée vers le haut (géotropisme négatif), tandis que les racines se dirigent vers le bas (géotropisme positif). Beaucoup d'animaux réagissent négativement à la pesanteur, c'est-à-dire cherchent à s'élever; divers *Helix*, *Pupa*, etc., après les temps humides, montent verticalement sur des murs, des arbres, et s'arrêtent à divers niveaux, où ils restent fixés tant que dure la sécheresse; les Coccinelles et Hémiptères s'accumulent en paquets à l'extrémité des branches; les Littorines montent sur les rochers au-dessus du niveau de la marée haute, les Limnées et les Planorbes gagnent la surface de l'eau, etc.

Phototropisme ou héliotropisme. — Des Serpules qui vivent dans un tube calcaire rigide, dirigent leur couronne de tentacules céphaliques vers les rayons lumineux; si on couche leurs tubes au fond d'un aquarium, éclairé par *en dessus*, l'Annélide se redresse, et la sécrétion du tube continuant, il se forme dans une direction verticale, à angle droit avec la partie ancienne (fig. 21). Des Pucerons ailés, dans une serre, se dirigent en droite ligne vers les faces éclairées; les jeunes chenilles de *Porthesia chrysorrhœa*, lorsqu'elles quittent le nid où elles ont hiverné, tournent leurs têtes vers la source

de lumière (fig.22) et marchent dans cette direction sans en

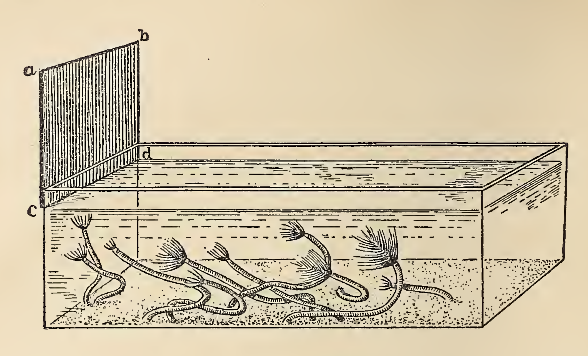


Fig. 21. — Aquarium dont l'une des extrémités est tournée vers une fenêtre et dans lequel vivent des *Spirographis Spallanzanii*. On a récemment retourné l'aquarium bout pour bout, de sorte que les Spirographes, précédemment orientés dans un sens, se sont retournés dans la nouvelle direction des rayons lumineux (d'après Loeb, *La Dynamique des phénomènes de la vie*, 1908).

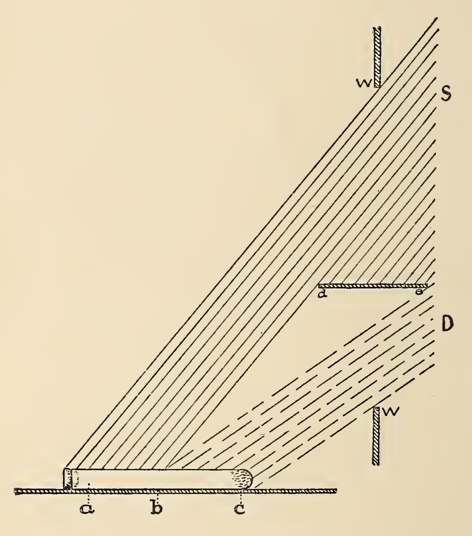


Fig. 22. — *ac*, tube de verre renfermant de jeunes chenilles de *Porthesia chrysorrhea*, positivement phototropiques. Le tube est éclairé en *ab* par la lumière directe S. et en *bc* par la lumière diffuse D ; les chenilles s'accumulent en *c* (d'après Loeb),

dévier (ce qui, dans la nature, les fait infailliblement arriver à l'extrémité des branches). Un autre exemple bien connu de phototropisme positif, mais qui ne se manifeste qu'après la chutte du jour, est celui des Insectes nocturnes qui volent en masse vers les lampes et viennent s'y brûler, ainsi que celui des Poissons et des Seiches qui, la nuit, suivent les bateaux qui pêchent au feu.

Les animaux dits lucifuges (*Gammarus* d'eau douce, larves

de Mouches, Planaires d'eau douce, Punaise) sont de bons exemples de phototropisme négatif.

Chimiotropisme. — Comme exemple d'attraction tropique déterminée par des odeurs, on peut citer le petit Diptère *Drosophila ampelophila* qui se dirige en droite ligne vers un flacon renfermant les éthers et acides des fruits fermentés ; quand on coupe l'une des antennes olfactives, l'orientation ne peut se faire et la Mouche présente le mouvement de manège caractéristique. C'est guidés sans doute par l'attraction chimiotropique que beaucoup d'animaux découvrent leur proie : un morceau de poisson déposé dans un aquarium attire les Pagures et les Étoiles de mer ; les Nasses accourent sur une plage autour d'un Crabe écrasé, et cela au bout de quelques minutes ; de même que les Nécrophores sont attirés à des distances probablement considérables par le cadavre d'une Souris.

L'odeur sexuelle détermine des attractions tropiques, chez des Lépidoptères notamment, à des distances incroyables : on sait que le plus sûr moyen de se procurer en quantité des mâles du grand Paon de nuit (*Saturnia pyri*), est de placer une femelle vierge dans une cage à claire-voie ; les Papillons mâles qui se trouvent aux environs sont attirés pendant la nuit et viennent voler autour de la femelle. Une femelle du Bombyx de l'Ailante a attiré ainsi un mâle, préalablement marqué pour qu'on puisse le reconnaître, à une distance de deux kilomètres et demi (expérience de Riley à Chicago). Quand on coupe une antenne à un mâle de *Bombyx mori*, cela ne change pas grand'chose à son comportement ; comme un mâle normal, il continue à tourner sur lui-même, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, avant de se diriger en droite ligne vers la femelle la plus proche; cependant, il semble que le mouvement de manège se fait de telle façon que le côté à antenne coupée soit le plus souvent du côté extérieur.

Rhéotropisme. — Beaucoup d'animaux aquatiques vivant dans l'eau courante, s'orientent dans la direction du courant, la tête faisant face à l'endroit d'où vient l'eau ; de même les Hydromètres patinent sur l'eau en sens inverse du courant. Il semble bien que chez certains Poissons, l'organe excité n'est pas le corps même de l'animal, comme on pourrait le croire, mais bien ses yeux ; l'animal nage de manière à se maintenir au même point ; aussi quand les côtés d'un aquarium se déplacent sans qu'il y ait le moindre mouvement de l'eau, le Poisson suit le mouvement.

L'*anémotropisme* (orientation d'Insectes, la tête tournée vers le vent) ne peut être dû qu'au courant d'air agissant sur les ailes.

III. — Réactions du type de la sensibilité différentielle

Les animaux qui possèdent de la *sensibilité différentielle* présentent des réactions motrices (attraction ou répulsion), lorsqu'il y a des changements plus ou moins brusques d'intensité d'un agent externe, le facteur orientant étant éliminé ; ces *pathies*[1] sont assurément plus fréquentes que les tropismes orthodoxes. L'expérience fondamentale est la suivante : une Serpule est épanouie à la lumière (phototropisme positif) ; si un nuage cache le soleil, si une fumée de cigarette ou un écran passe devant l'aquarium, elle se rétracte immédiatement pour s'épanouir peu après ; l'animal n'est sensible qu'à la diminution brusque et ne se rétracte pas quand la lumière augmente. De même les Balanes se ferment au moindre changement dans l'éclairage, et les Pagures misanthropes se rétractent brusquement dans leur coquille ; une Punaise des lits qui fuit une fenêtre éclairée (phototropisme négatif) fait demi-tour lorsqu'on éclaire sa route avec une lampe, de sorte qu'elle se dirige vers la lumière qu'elle fuyait tout à l'heure.

1. De πάθος, ce qu'on éprouve.

Photopathie. — Beaucoup d'animaux sont photokinétiques (mot d'Engelmann) ou photopathiques (mot de Graber), c'est-à-dire que la locomotion est excitée par des différences d'intensité lumineuse, l'animal s'arrêtant dans un champ d'une certaine intensité : ainsi des Planaires d'eau douce, négativement

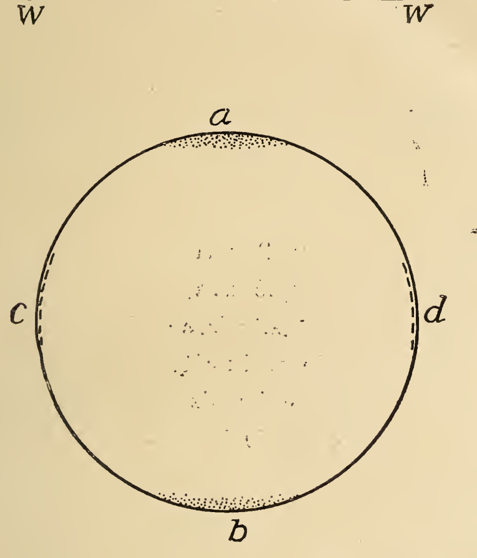


Fig. 23. — Cristallisoir placé devant une fenêtre *ww*, et renfermant des animaux à réactions différentes : en *a*, se portent les formes à phototropisme positif ; en *b*, les formes à phototropisme négatif ; en *c* et *d*, là où l'intensité lumineuse est minima, s'accumulent les Planaires d'eau douce à photopathie négative (d'après Loeb).

photopathiques, sont placées en *a* dans un cristallisoir éclairé par une fenêtre (fig. 23) ; elles se meuvent dans des directions quelconques et s'accumulent non pas dans la région négative *b* du cristallisoir, ou dans la région positive *a*, mais sur les côtés, en *c* et *d*, où, en raison de la réfraction de la lumière, l'intensité est relativement minima. Beaucoup d'animaux lucifuges, le Poisson aveugle *Amblyopsis* par exemple, gagnent l'ombre sans se soucier de la direction des rayons lumineux.

Il est intéressant d'essayer l'effet des différentes couleurs

du spectre sur les Fourmis, négativement photopathiques, et les Daphnies, positivement photopathiques : les premières, forcées de choisir entre les lumières de différentes longueurs d'onde, préfèrent nettement les rayons les plus longs (rouges), aux bleus, violets et surtout ultra-violets ; les secondes s'accumulent de préférence dans le jaune vert, région de plus grande intensité.

Chromopathie. — La chromopathie est en rapport avec la sensibilité chromatique ; Minkiewicz la démontre par l'expérience suivante : on prépare un aquarium dont le fond est divisé en deux moitiés diversement colorées, et on place sur la ligne de séparation un Pagure rétracté dans sa coquille ; quand le vert est couplé avec une teinte quelconque, quelle que soit sa luminosité (rouge, jaune, bleue, violette), le Pagure se dirige toujours du côté vert, et dans l'aquarium en question, ne traverse jamais dans la journée la limite séparative ; quand on couple le blanc avec une teinte quelconque, le Pagure se dirige du côté blanc (sans doute par photopathie positive). L'existence d'une sensibilité chromatique est démontrée par l'échelle du choix : — noir ⟶ rouge ⟶ jaune ⟶ bleu ⟶ violet ⟶ vert ⟶ blanc +, le Pagure préférant le bleu et le violet, couleurs peu lumineuses, au jaune.

Stéréopathie ou thigmopathie. — Il y a stéréopathie positive lorsque l'animal recherche le contact le plus étendu possible avec des corps solides, et négative dans le cas contraire (fig. 24) : un Ver de terre se logera tout allongé dans la rainure d'un cristallisoir, de même que beaucoup de Planaires, les Crabes, les Blattes, recherchent les angles des récipients (*goniopathie*) et les intervalles les plus étroits. L'irritabilité de contact provoque chez l'Étoile de mer renversée sur le dos des réactions motrices qui la remettent sur la surface orale.

La sensibilité différentielle intervient encore pour localiser l'animal à une certaine profondeur (*baropathie*), dans un

milieu d'une oxygénation ou d'une salure déterminées (*chimiopathie*), d'une certaine humidité (*hydropathie*), d'une température particulière (*thermopathie*). Il est bien probable, au moins pour les animaux supérieurs, que la fuite d'un milieu donné est accompagnée ou provoquée par une sensa-

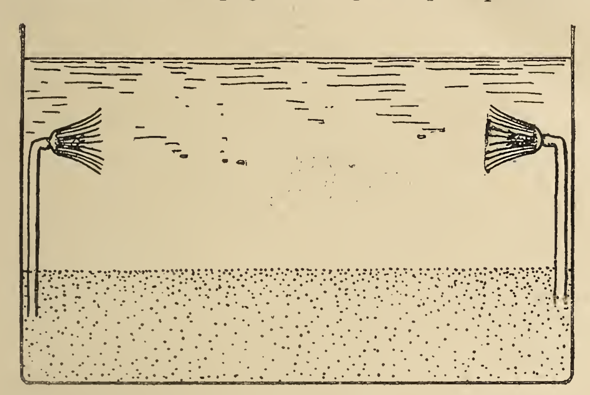


Fig. 24. — Aquarium renfermant deux polypes de *Tubularia*, qui tendent, par suite de leur stéréopathie négative, à s'écarter à angle droit des parois auxquelles adhèrent les stolons (d'après Loeb).

tion de malaise, et le séjour dans le milieu d'élection accompagné par une sensation de mieux-être. On comprend que la région de mieux-être agisse comme un piège, et que les animaux qui l'ont gagnée, à la suite de leurs différents essais, n'en sortent plus.

Modification des réactions. — Les réactions tropiques et pathiques ne sont pas fixées d'une façon rigide et immutable ; elles peuvent différer du tout au tout suivant l'état physiologique de l'animal ; ainsi un animal affamé réagira tout autrement qu'un autre bien nourri ; si *Limax maximus* est habituellement négative pour la lumière, elle devient, quand elle est affamée, positive pour un éclairement quelconque ; le géotropisme négatif si net chez un Escargot mouillé cesse son action lorsque celui-ci commence à se dessécher, et de même une Limnée change le signe de son géotropisme lorsqu'elle s'est oxygénée à la surface de l'eau. La réaction dépend telle-

ment de l'état physiologique qu'on reconnaît souvent que des animaux sont malades ou parasités au changement de leur comportement : par exemple un Crabe, qui d'habitude est négativement photopathique, s'expose en pleine lumière quand il est parasité par des Microsporidies cœlomiques ; les chenilles du Piéride du chou (*Pieris brassicæ*) qui hébergent le Braconide *Microgaster*, recherchent les surfaces d'ombre et manifestent un géotropisme négatif inhabituel, qui les sépare de leurs congénères. En général, l'action prolongée d'un facteur, tel que la lumière, le séjour dans un milieu confiné (ce qui change la composition du milieu), détermine un changement de signe de la réaction. Des excitations répétées à courts intervalles ne mettent plus en jeu les réactions de sensibilité différentielle ; on dit alors que l'animal est *habitué* au changement.

Une habitude extrêmement curieuse est celle que contractent certains animaux sensibles aux couleurs : il s'établit chez eux un mécanisme chromopathique qui rend attractifs les milieux de même couleur que ceux où ils ont séjourné auparavant : la petite Crevette *Hippolyte varians* de nos côtes atlantiques, qui vit sur des algues de différentes teintes et en prend la couleur dans le jeune âge (fig. 115), contracte l'habitude de vivre sur l'algue de même couleur que son propre corps; lorsqu'on place dans un récipient un mélange d'algues brunes, vertes et rouges et des *Hippolyte* de couleurs variées, les Crevettes, guidées par leur habitude chromopathique, se portent avec une précision déconcertante sur les algues de la couleur semblable à la leur (Gamble et Keeble, 1900).

Les rythmes. — Il faut probablement rattacher la production des rythmes aux habitudes tropiques et pathiques. Nous prendrons comme exemple du rythme des marées la *Convoluta*, petite Planaire d'un vert magnifique qui forme sur certaines plages, à la basse mer, de larges taches vertes. Quand la mer monte, le mouvement de l'eau stimule les *Convoluta*

qui s'enfoncent dans le sable ; quand la mer descend et n'est plus qu'en couche mince, les *Convoluta* reviennent à la surface en raison de leur géotropisme alors négatif et de leur phototropisme positif qui les fait s'exposer au soleil ; elles adhèrent fortement aux grains de sable (thigmopathie), de sorte qu'elles ne sont pas entraînées par la mer descendante. Or, *cette alternance est devenue une habitude* : si des *Convoluta* âgées sont placées dans un aquarium tranquille, à niveau d'eau constant, elles continuent à monter à la surface du sable au moment de la basse mer, à s'enfoncer au moment de la haute mer, et le rythme continue en s'effaçant peu à peu pendant quelques jours ; il paraît que les jeunes individus ne présentent aucune persistance rythmique, ce qui montre bien que c'est une habitude acquise.

On connaît aussi un rythme nycthéméral, en rapport avec la succession du jour et de la nuit : dans la Méditerranée, mer sans marées, les *Actinia equina* s'épanouissent régulièrement dès le crépuscule pour se fermer dès l'aurore ; or, si l'on place ces Actinies à l'obscurité continue, le rythme persiste pendant quelques jours ; elles s'épanouissent à l'heure du crépuscule et se ferment au matin (Bohn, 1910).

Phénomènes associatifs. — Les réactions tropiques et pathiques peuvent encore être modifiées par la mémoire associative, qui consiste essentiellement en ceci : une réaction provoquée par un facteur apparaîtra sous l'influence d'un autre facteur qui aura été plus ou moins souvent associé au premier, et qui sans ce rapprochement n'aurait jamais eu de valeur excitatrice. Ce phénomène est mis en évidence par l'expérience de Spaulding (1904) : des Pagures, qui séjournent dans la partie éclairée d'un aquarium, sont nourris en plaçant un poisson sous un petit écran sombre ; le chimiotropisme positif conduit les Pagures à l'écran, et quelques-uns passent dessous. Le premier jour, seulement 3 Pagures sur 20 trouvent la nourriture, au bout d'un quart d'heure de recherches ; bientôt la

réaction devient plus rapide, et à la fin du huitième jour, 28 Pagures sur 29 passent sous l'écran au bout de cinq minutes. Il y a dès lors, dans le système nerveux, une association entre l'écran et la nourriture, si bien que lorsqu'on introduit l'écran sans mettre de poisson, les Pagures (24 sur 28) se portent rapidement vers l'écran et le visitent.

Ce sont surtout les animaux à gros cerveau, comme les Arthropodes supérieurs, les Céphalopodes, les Vertébrés, qui présentent ces phénomènes associatifs, combinaison entre les sensations passées et les sensations présentes. Par des artifices expérimentaux (méthode du labyrinthe, boîtes avec ouverture de sortie), on peut habituer ces animaux à exécuter des actes compliqués.

Il faut probablement ranger dans la catégorie associative les faits étonnants de mémoire topographique que présentent les Patelles qui, après de courtes excursions de 50 centimètres environ, viennent reprendre mathématiquement la place qu'elles ont quittée ; et sans doute aussi les autres cas de retour (Hyménoptères, Pigeons). Un Lézard qui a mordu plusieurs fois un Insecte à goût désagréable, cesse bientôt de l'attaquer et garde au moins pendant quelque temps le souvenir de la forme de l'Insecte associé avec celui d'une sensation fâcheuse ; nous verrons plus loin le parti que l'on a tiré de ce phénomène de mémoire pour interpréter les colorations dites prémonitrices et mimétiques.

Résumé. — Il s'ensuit de ce qui précède que le comportement des animaux inférieurs n'est pas le résultat d'actes volontaires ; chaque être est pourvu héréditairement d'une certaine sorte de sensibilité à l'oxygène, à la lumière, aux contacts, à la gravité, à la salure, etc., et à chaque instant il réagit aux modifications incessantes du milieu ; les réactions enchevêtrées sont encore compliquées par les changements de signe des tropismes et pathies, par l'effet des influences passées qui laissent dans l'animal une trace se traduisant par des rythmes,

des habitudes, des phénomènes associatifs. Quand on examine le comportement d'un animal dans son milieu, on a l'illusion que ses réactions sont généralement adaptatives et propres à assurer sa conservation ; cela tient à ce que l'habitat d'une espèce lui est précisément imposé par ses réactions : c'est parce qu'un Ver de terre présente du géotropisme positif, une photopathie négative et une stéréopathie positive qu'il reste caché pendant le jour dans sa galerie, à l'abri des Oiseaux, et ne sort que la nuit ; une certaine hydropathie et thermopathie le conduit à s'enfoncer profondément lorsque le sol se dessèche ou se refroidit, ce qui le met à l'abri de la dessiccation et de la gelée. C'est parce que les Coccinelles ont à certains moments un géotropisme négatif qu'elles grimpent au sommet des plantes et rencontrent, fixés dans les régions les plus tendres, les Pucerons dont elles se nourrissent ; c'est parce que la Sangsue *Branchellio* présente une sensibilité différentielle qui la fait s'ériger au passage d'une ombre qu'elle peut atteindre au passage la Torpille sur laquelle elle vit en parasite. Comme la sélection destructive élimine immédiatement les individus que leurs réactions amènent dans un milieu qui n'est pas adéquat à leur physiologie, à leurs moyens de protection, à leur mode de reproduction, on comprend que les espèces actuelles ont un comportement qui dans l'ensemble est adaptatif.

IV. — Instincts

On peut définir provisoirement les instincts (du latin *instinctus*, piqûre, aiguillon) comme des mécanismes transmis par hérédité qui, sans éducation préalable, lorsqu'ils sont mis en mouvement par des stimuli internes ou externes, conduisent à l'accomplissement d'actions adaptatives, ignorées de l'animal, donnant l'illusion d'une intention consciente. Les actes instinctifs diffèrent des tropismes et des pathies en ce qu'ils sont plus compliqués et dépendent à un moindre degré des stimuli externes, étant surtout déterminés

par des incitations internes ; aussi, sont-ils remarquablement uniformes pour tous les individus normaux d'une espèce. Les types des actes instinctifs sont les manœuvres compliquées de certains Arthropodes pour se protéger, se procurer de la nourriture (toiles des Araignées), ou pour assurer la reproduction de l'espèce. Ce qui montre bien le caractère automatique de l'instinct, c'est qu'il continue à se manifester alors qu'il n'a plus aucun objet : si l'on dérange par l'expérimentation l'instinct d'une Araignée ou d'un Chalicodome, l'animal accomplit des actes absurdes à notre point de vue, ne s'occupant que d'achever une succession d'actes sans discerner s'ils sont devenus inutiles ; une Araignée qui porte son cocon ovigère et le défend énergiquement, traîne et défend avec le même zèle une boule de liège qu'on a substituée au cocon, et elle n'abandonne celle-ci que lorsque l'époque de l'éclosion est passée. Les Crabes oxyrhynques (*Maïa*, etc.), qui ont la singulière habitude de piquer sur les crochets de la carapace et des pattes des débris d'algues qui les dissimulent, se recouvriront tout aussi bien de papiers colorés s'ils n'ont que cela à leur disposition, de sorte qu'ils se rendent très visibles ; le Chien le plus domestiqué continue à fouler sa couverture comme s'il devait dormir sur de l'herbe, et le Chat fait le geste de recouvrir ses excréments, même s'ils sont déposés sur de la pierre.

Il y a dans les organismes des dispositions latentes à accomplir certains actes, que des stimuli appropriés peuvent dégager et rendre effectives (*stimulus ecphorique* de Semon) : ce sont des instincts anciens, comme celui qui pousse les essaims d'Abeilles domestiques à bâtir dans les branches d'arbres un nid en cire, à l'exemple des Abeilles primitives de l'Inde (*Apis dorsata* et *florea*). Ce sont sans doute les traces profondes laissées par le passé qui motivent les migrations des Oiseaux et des Phoques, effectuées pour aller reproduire dans leurs patries anciennes, qu'ils sont contraints de déserter une partie de l'année ; dans la région antarctique, Phoques et Oiseaux s'éloignent de la terre dès le mois de mai, lorsque le froid

élargit les glaces côtières, et ils reviennent vers le sud dès la première quinzaine de novembre ; alors les colonies d'espèces diverses peuplent les rookeries ; seuls, les Cormorans et Goélands, auxquels leur vol permet d'aller chasser au loin, gardent pendant l'hiver leur attache à la terre. Les Oiseaux insectivores et chanteurs et les Cigognes, qui pondent dans nos régions tempérées, émigrent à l'automne et emmènent leurs jeunes vers les régions circumméditerranéennes où ils trouvent de nouveau à manger ; au contraire, les Canards, les *Sturnus vulgaris, Turdus musicus*, *Sylvia suecica*, ont leur vraie patrie dans des régions sub-arctiques ; ils y arrivent au printemps pour pondre, puis lorsque l'eau gèle dans le nord, ils descendent vers le sud pour trouver l'eau libre.

Ces rythmes saisonniers sont déclanchés actuellement par des stimuli ecphoriques difficiles à définir : assurément, les Hirondelles quittent nos parages avant que les froids soient venus (il paraît même que, placées dans des serres chaudes, elles manifestent à l'approche de l'hiver leur tendance à émigrer) ; ce sont peut-être des facteurs comme l'humidité, le refroidissement nocturne, des odeurs saisonnières, plutôt que le manque d'Insectes, qui déterminent leur départ.

Il y a beaucoup d'instincts qui sont imparfaitement déterminés dans l'organisme et qui ont besoin, pour que le mécanisme préétabli fonctionne convenablement, d'une petite impulsion qui peut être un phénomène d'imitation ; ainsi l'instinct de picorer chez les jeunes Poussins a besoin d'être complété par l'imitation des parents ; de plus, le Poussin picore instinctivement tout objet de petites dimensions, tête de clou aussi bien que graine ; l'expérience et la mémoire sensorielle interviendront ensuite pour établir un mécanisme associatif qui permettra au jeune animal de choisir entre les particules et d'éviter celles à goût désagréable. L'instinct de bâtir un nid paraît être aussi imparfaitement déterminé chez les Oiseaux, car ils peuvent modifier leurs constructions suivant les circons-

tances (nid dans une boîte aux lettres) ou en changer les matériaux (nid en fils téléphoniques).

V. — Actes intelligents

Ces instincts modifiables et les phénomènes associatifs font le passage aux actes intelligents. L'intelligence, envisagée dans ce qui paraît être son essence, est la faculté de démêler, dans des circonstances nouvelles pour l'individu, le moyen de se tirer d'affaire, c'est la faculté de former des conceptions par abstraction et d'en tirer des conclusions, c'est la faculté d'adaptation consciente des moyens aux fins, dont la plus évidente expression est la fabrication d'objets artificiels. L'instinct est un mécanisme héréditaire, parfait dès le début ; l'intelligence se développe, sur un substratum nerveux convenable, par l'expérience mettant en jeu la mémoire, et l'imitation consciente. Puis quand l'acte moteur volontaire est fréquemment répété, il se transforme en habitude automatique, déclanchable par un stimulus simple qui par association s'est substitué aux processus complexes de l'apprentissage ; les habitudes engendrées par les actes intelligents simulent alors les instincts des animaux inférieurs, voire même des réflexes, à un tel point que beaucoup d'auteurs ont pensé, ce que je tiens pour peu vraisemblable, que les instincts des Insectes étaient des habitudes intelligentes fixées et héréditaires.

On peut concevoir, *grosso modo*, que les Protozoaires et Métazoaires inférieurs ne possèdent que des réactions tropiques et pathiques, avec peut-être un faible pouvoir associatif ; qu'un Insecte ou un Céphalopode a des tropismes et des pathies, avec un pouvoir associatif développé et des instincts précis et perfectionnés ; qu'un Oiseau ou un Mammifère inférieur a peut-être quelques tropismes et pathies, avec un grand pouvoir associatif et des instincts nombreux, assez peu précis pour être perfectibles par l'expérience ; l'Homme, enfin, n'a

plus de tropismes, mais seulement quelques pathies ; assez mal équipé comme instincts, il a un énorme pouvoir associatif et la faculté d'accomplir des actes intelligents, ce qui lui a donné la domination sur le monde.

On trouvera une bibliographie complète des travaux relatifs au comportement et à la psychologie expérimentale dans Jennings, *Behavior of the lower organisms*, London, 1906. — Washburn, *The animal Mind*, New York, 1908. — Piéron, *L'évolution de la mémoire*, Paris, 1910.

La doctrine de J. Loeb, dont le nom est inséparable des idées modernes sur la psychologie animale, est nettement exprimée dans l'article : Les Tropismes et la psychologie (*Revue des Idées*, 6, 1909, 249). — Bohn, *La naissance de l'intelligence*, Paris, 1909. — Minkiewicz, L'instinct de déguisement et le choix des couleurs chez les Crustacés (*Revue gén. d. Sciences*, 20, 1909, 106).

LE SEXE

Un animal mâle ou femelle est caractérisé par la production, à un certain moment de son existence, de gamètes viables revêtant la forme de spermatozoïde ou d'œuf ; il est hermaphrodite lorsqu'il produit, successivement ou simultanément, des gamètes viables des deux sortes. Très souvent, en particulier chez les Arthropodes et les Vertébrés, il est inutile de recourir à cet examen histologique pour diagnostiquer le sexe ; l'animal présente visiblement des caractères morphologiques différant suivant les sexes, et en corrélation constante avec ceux-ci : les uns, *primaires* ou *précoces*, comme les annexes des organes producteurs de gamètes, se forment déjà chez l'embryon ; les autres, *secondaires* ou *tardifs*, comme les couleurs, ornements, armes, instincts spéciaux, robes de noces, apparaissent plus tard, à une époque variable de la vie.

DÉTERMINATION DU SEXE

On a longtemps cru que les animaux, dans leur tout jeune âge, étaient sexuellement indéterminés, ou, en d'autres termes, qu'un même individu pouvait aiguiller dans le sens mâle ou

dans le sens femelle, suivant l'action de facteurs externes tels que la nourriture ou la température; cette manière de

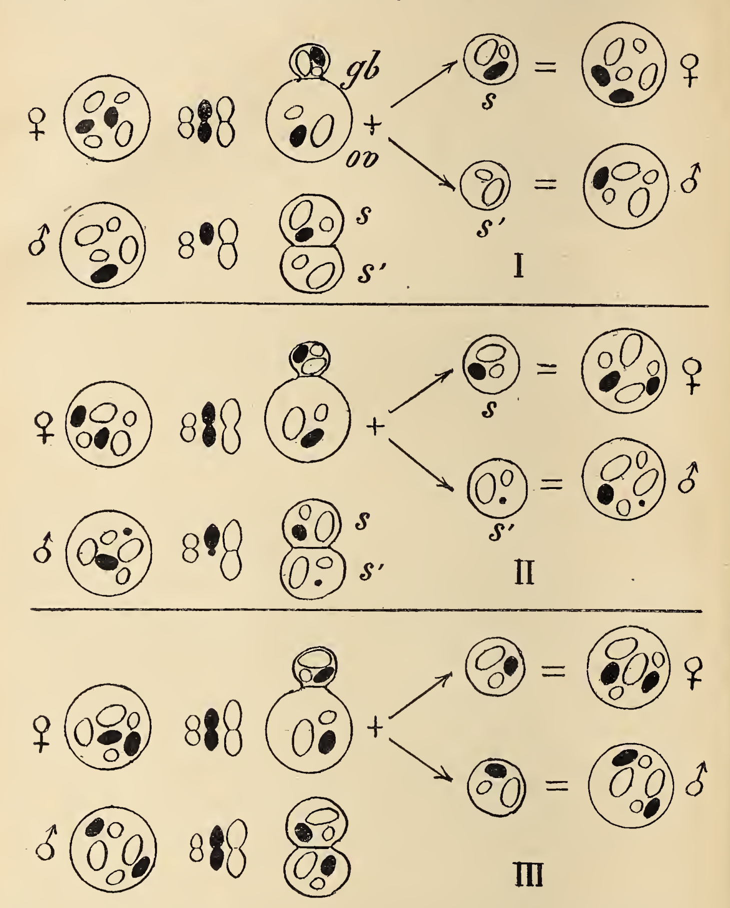


Fig. 25. — Schéma des relations entre les chromosomes et le sexe ; les idiochromosomes sont figurés en noir. Dans la 1re colonne verticale, sont représentés les noyaux ♂ et ♀ avant réduction (2N = 6) ; puis vient la phase de synapsis (2e colonne), et la phase de réduction (3e colonne) : *ov*, ovocyte mûr ; *gb*, globule polaire ; *s* et *s'*, les deux sortes de spermatozoïdes.

I, type à idiochromosome impair chez le mâle ; II, type à idiochromosomes inégaux ; III, type à idiochromosomes égaux, ne présentant pas de différences visibles (d'après Wilson, *Journ. exp. Zool.*, 3, 1906).

voir a été l'origine de nombreuses tentatives de détermination expérimentale du sexe, qui du reste sont toutes restées vai-

nes. En effet, il est infiniment probable que l'œuf fécondé est déjà déterminé comme mâle, femelle ou hermaphrodite; la sexualité de l'embryon qui en sortira est irrévocablement fixée.

Non seulement les expériences prouvent que l'œuf fécondé est déjà irrévocablement déterminé, mais dans un certain nombre de cas curieux, dont le nombre grandit tous les jours, on peut prédire, par la connaissance des gamètes, quel sera le sexe du zygote résultant de leur fusion.

I. Les études cytologiques sur les Insectes, Myriapodes et Arachnides ont montré que chez un grand nombre de ces animaux, on peut définir la valence déterminante du spermatozoïde par la constitution de l'appareil chromosomien ; il y a en effet deux classes de spermatozoïdes, qui diffèrent par le nombre ou la forme de leurs chromosomes, et les faits prouvent qu'un œuf fécondé par un spermatozoïde d'une classe donne un mâle, par un spermatozoïde de l'autre classe une femelle (fig. 25) :

Type Blatta germanica, Pyrrhocoris apterus. — Les mâles ont dans leurs cellules somatiques un chromosome de moins que les femelles, et par conséquent leur nombre de chromosomes est impair (2 N — 1). Lors des préliminaires de la maturation, l'un des chromosomes ne peut trouver de partenaire ; on le désigne sous les noms de *chromosome accessoire*, *élément x*, *idiochromosome impair*, *chromosome différentiel* ; il passe sans se diviser dans la moitié des spermatozoïdes, l'autre moitié en étant dépourvue ; on a ainsi deux classes de spermatozoïdes, l'une comptant N chromosomes (renfermant l'idiochromosome impair I), l'autre comptant N — 1 chromosomes. Les œufs mûrs ont tous N chromosomes et renferment l'idiochromosome spécial ; la fécondation donne alors les résultats suivants :

œuf N (renfermant I) + spermatozoïde N (renfermant I) = zygote 2 N (renfermant deux I)

œuf N (renfermant I) + spermatozoïde N - 1 = zygote 2 N — 1 (renfermant seulement un I)

Le premier embryon donnera une femelle, le second un mâle.

Type Tenebrio molitor, Musca domestica. — Mâles et femelles ont le même nombre de chromosomes dans leurs cellules somatiques, mais chez le mâle, il y a une paire d'idiochromosomes inégaux, tandis que chez la femelle, les deux idiochromosomes sont de même taille. Lors des divisions de maturation chez le mâle, les deux idiochromosomes inégaux se séparent, le petit et le grand se logeant chacun dans un spermatozoïde différent ; on a ainsi deux classes de spermatozoïdes, l'une comptant N chromosomes (parmi lesquels le grand idiochromosome I), l'autre comptant aussi N chromosomes (parmi lesquels le petit idiochromosome *i*). Les œufs mûrs ont N chromosomes et renferment tous le grand idiochromosome ; la fécondation donne les résultats suivants :

œuf N (renfermant I) + spermatozoïde N (renfermant I) = zygote 2 N (renfermant II)

œuf N (renfermant I) + spermatozoïde N (renfermant *i*) = zygote 2 N (renfermant I*i*)

Le premier embryon donnera une femelle, le second un mâle.

On peut concevoir un troisième type, réalisé sans doute par la majorité des animaux, chez lesquels les mâles et les femelles ont un appareil chromosomien identique : I et *i* seraient de même taille et ne pourraient être distingués l'un de l'autre, tout en conservant des différences intimes. Il y a du reste tous les intermédiaires entre les types extrêmes cités plus haut et les animaux où on ne perçoit pas de différence entre I et *i*.

II. **Type Dinophilus et Pediculopsis.** — Chez l'Annélide *Dinophilus* et l'Acarien *Pediculopsis*, les œufs encore dans l'ovaire présentent un dimorphisme remarquable qui porte sur les dimensions ; après fécondation, les gros œufs donnent naissance à des femelles, les petits œufs à des mâles. Dans ce cas,

il semble bien que la détermination des œufs est d'origine simplement cytoplasmique ; il est possible que le nombre relatif des gros et des petits œufs, pondus par une même femelle, soit déterminé par les conditions nutritives rencontrées dans l'ovaire. Il y a quelque chose d'analogue chez certains Phylloxeras et Rotifères (Hydatine), chez lesquels des femelles

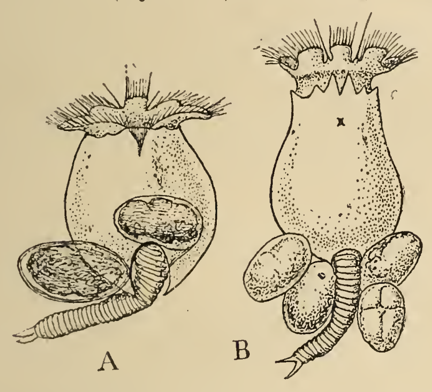


Fig. 26. — *Brachionus urceolaris :* A, pondeuse d'œufs ♀, vue du côté ventral, avec un œuf non mûr encore dans l'ovaire, et à l'extérieur un œuf renfermant un embryon développé ; B, pondeuse d'œufs ♂, vue du côté dorsal, portant 4 œufs à différents états de développement (d'après Cohn).

pondent exclusivement des petits œufs de mâles, tandis que d'autres pondent exclusivement des gros œufs de femelles (fig. 26) ; c'est donc l'organisation intime de la mère pondeuse qui détermine le sexe de ses œufs.

Enfin, les recherches sur l'Hérédité ont montré que chez deux Oiseaux au moins (Canari, Poule) et un Papillon (*Abraxas*), les femelles produisent deux sortes d'œufs qui ne se distinguent par aucun caractère objectif, mais que l'on peut séparer parce qu'ils renferment en puissance des caractères différentiels de coloration, qui s'exprimeront plus tard chez l'animal développé. Après fécondation, la première sorte (*f*) donne naissance à des femelles, la seconde (*m*) à des mâles. Comme d'autre part, il paraît probable que les Coqs ont aussi deux sortes de spermatozoïdes, à N et N — 1 chromosomes, il faut bien qu'il y ait une fécondation sélective, les œufs *f*

étant fécondés seulement par les spermatozoïdes N, les œufs *m* par les spermatozoïdes N — 1.

Parthénogénèse. — Ces études sur le sexe ont reçu encore une singulière confirmation, qui demande encore à être précisée dans le détail; lorsqu'il s'introduit dans la vie de l'espèce un cycle de générations développées sans fécondation, ces générations sont d'habitude d'un sexe uniforme, soit mâle (arrénotokie[1] des Abeilles et Fourmis), soit femelle (thélytokie[2] de la génération d'été des Daphnies, Pucerons, Rotifères, de toutes les générations des Phasmes et du Coléoptère *Otiorhynchus*).

Or, il semble bien que chez ces animaux, lorsque les œufs parthénogénétiques donnent exclusivement des mâles, ce sont des œufs qui ont rejeté deux globules polaires, qui sont donc réduits (N chromosomes renfermant seulement un I), tandis que les œufs parthénogénétiques qui donnent exclusivement des femelles sont des œufs ayant rejeté seulement un globule polaire, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas réduits (2 N renfermant II). Il est particulièrement intéressant de suivre le sort des chromosomes dans un cycle complexe qui présente des alternances d'œufs parthénogénétiques et d'œufs fécondés, comme celui des Pucerons et des Phylloxeras. Les femelles parthénogénétiques des Pucerons pondent des œufs qui ont rejeté seulement un globule polaire, c'est-à-dire qui renferment 2 N chromosomes, et produisent par suite des femelles ; à certaines époques, quelques-uns de ces œufs, toujours à un globule polaire, donnent des mâles, dont les cellules somatiques ont un chromosome de moins que celles des femelles. On peut supposer qu'il y a eu élimination d'un chromosome entier (I) dans le globule polaire ; il ne reste donc plus qu'un I ; lorsque la formation des spermatozoïdes a lieu, cet idiochromosome impair va dans la moitié des spermatozoïdes

1. De ἀρρενο-τόκος, qui produit des mâles.

2. De θηλυ-τόκος, qui produit des femelles.

qui renferment alors N chromosomes; l'autre moitié des spermatozoïdes (N — 1), qui n'a pas reçu l'idiochromosome, dégénère. D'autre part, les femelles contemporaines forment un œuf durable ou d'hiver, qui élimine deux globules polaires, et a le nombre réduit N. La fécondation donne donc le résultat suivant :

œuf N (renfermant un I) + spermatozoïde N (renfermant un I) = zygote 2 N (renfermant II), ce qui doit produire une femelle.

Effectivement les œufs fécondés des Pucerons, comme ceux des Daphnies, Abeilles, Fourmis et Rotifères, donnent toujours des femelles[1].

1. Voici des chiffres concernant l'*Aphis salicola* étudié par Morgan :
Nombre somatique des chromosomes chez les femelles (2 N) = 6.
— — mâles (2 N — 1) = 5.
Spermatocytes après réduction numérique { N = 3 ; N — 1 = 2 (non fonctionnels).

Toutes ces observations concourent pour démontrer qu'il y a entre les sexes au moins une différence quantitative, et que la détermination du sexe est due à des facteurs internes, conclusion tout à fait d'accord avec les résultats expérimentaux.

On trouvera une partie de la bibliographie considérable relative à la détermination du sexe dans les Revues de : Cuénot, Sur la détermination du sexe chez les animaux (*Bull. scient. France Belg.*, 32, 1899, 462). — Lenhossék, *Das Problem aer geschlechtsbestimmenden Ursachen*, Iena, 1903. — Bugnion, Les cellules sexuelles et la détermination du sexe (*Bull. Soc. vaudoise Sc. nat.*, 46, 1910, 263). — Gini, *Il sesso dal punto di vista statistico*, Milano, 1908.

Bibliographie sur les chromosomes en rapport avec le sexe dans : Morgan, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids (*Journ. exp. Zool.*, 7, 1909, 239). — Wilson, Studies on chromosomes (*Journ. exp. Zool.*, 2-7, 1905-1909) ; Recent researches on the determination and heredity of sex (*Science*, 29, 1909, 732). — Von Baehr, Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti (*Arch. f. Zellforschung*, 3, 1909, 269).

Œufs dimorphes : von Malsen, Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des Dinophilus apatris (*Arch. f. mikr Anat.*, 69, 1906, 63). — Reuter, Über die Eibildung bei der Milbe Pediculopsis (*Festschrift Palmén*, 1907).

PROPORTION SEXUELLE

La proportion des naissances mâles et femelles pour une espèce donnée, non parthénogénétique, est relativement fixe et constitue un caractère spécifique. Il y a trois cas, avec toutes sortes d'intermédiaires :

1° Le plus souvent il y a à peu près égalité de naissances mâles ou femelles (cette égalité peut être détruite lorsque les animaux sont à l'âge de la reproduction, en raison de la mortalité plus grande de l'un des sexes). C'est le cas de l'Homme (103 à 106 naissances mâles pour 100 femelles), des Rongeurs (*Mus norvegicus*, Lapins), des Porcs, Moutons, Bœufs et Chevaux, des Coqs et Pintades, du *Bufo lentiginosus*, de *Paludina vivipara*, du Homard et de *Carcinus mœnas*, des Muscides, Odonates et Papillons, etc.

2° Il y a un excès plus ou moins notable de mâles dans diverses races de Chiens (118 ♂ pour 100 ♀), chez les Cobayes, beaucoup d'Oiseaux sauvages et domestiques (Perdrix, Dindon, Canard, Passereaux), chez les *Ephemera*, divers Coléoptères du groupe des Malacodermes et Scarabéides [*Hoplia cœrulea* (800 ♂ pour 1 ♀), *Rhizotrogus*, *Cebrio gigas* (300 ♂ pour 1 ♀), *Phosphenus hemipterus* (dont le ♂ est commun et la ♀ très rare)].

3° L'excès de femelles est plus rare ; à peine manifeste chez *Rana*, il est évident chez la plupart des Poissons d'eau douce (1 ♂ pour 2 à 8 ♀), l'*Amphioxus*, certains Coléoptères Malacodermes (genre *Malthodes*, dont le ♂ est rare et la ♀ commune), *Iulus*, *Glomeris*, *Ascaris*, Céphalopodes (1 ♂ pour 5 ou 6 ♀ chez divers *Octopus* et *Loligo*).

Nous avons vu que chez beaucoup d'Arthropodes, il y avait dimorphisme constatable des spermatozoïdes, les uns contribuant à déterminer le sexe mâle, les autres le sexe femelle ; d'autre part, chez les Pucerons et les Phylloxeras, il est positif qu'une catégorie de spermatozoïdes, correspondant aux spermatozoïdes producteurs de mâles, dégénère réguliè-

rement; on peut donc concevoir qu'entre la disparition totale d'une sorte et l'état habituel où les deux sortes de spermatozoïdes sont fonctionnels, il puisse y avoir des intermédiaires, correspondant à un certain excès de mâles ou de femelles. Des conditions de milieu, défavorables à un sexe ou aux gamètes producteurs d'un sexe, interviennent probablement, chez l'Homme en particulier, pour modifier légèrement la proportion sexuelle d'un lieu à un autre, d'une année à une autre, suivant les races et les conditions de vie; par exemple, les nègres des États-Unis donnent le chiffre très faible de 100,9 garçons pour 100 filles, tandis que la population arabe d'Alger a une proportion très forte de 119,1 garçons, et les Français un chiffre moyen de 104,3.

Quand il y a beaucoup de mâles, il peut y avoir polyandrie (plusieurs mâles fécondant une seule femelle), comme chez le Coucou *Molothrus*, le Coléoptère *Hoplia*; beaucoup de mâles doivent être inutilisés; ils se livrent entre eux des combats (Chevreuil, Oiseaux) dont le vainqueur seul s'unit avec la femelle. Bien que cette proportion sexuelle paraisse défavorable, il ne semble pas que les espèces à excès de mâles soient sur le chemin de l'extinction.

S'il y a égalité des sexes, il peut y avoir d'emblée monogamie (Pigeons), ou bien lutte entre les mâles, inutilisation d'un certain nombre d'entre eux et polygamie subséquente (le mâle de l'Antilope Saïga expulse ses rivaux et rassemble autour de lui un troupeau d'une centaine de bêtes, formé de femelles et de jeunes; très fréquemment les vieux Lapins mâles castrent adroitement les plus jeunes, en leur enlevant les testicules d'un coup de dent).

S'il y a excès de femelles, il y a nécessairement polygamie, un seul mâle fécondant un certain nombre de femelles, comme cela se passe pour les Chevaux, Moutons, Chèvres, Bœufs, dont l'Homme a modifié artificiellement la proportion des sexes en supprimant un certain nombre de mâles. Si les mâles deviennent rares, l'espèce est vouée à une rapide extinction,

à moins qu'elle ne puisse se multiplier par parthénogénèse ou que les femelles deviennent hermaphrodites.

I. Parthénogénèse. — Chez *Artemia salina*, *Bacillus gallicus* (dont on n'a jamais vu que 2 mâles authentiques, capturés au même endroit), *Saga serrata*, l'Araignée *Filistata testacea*, la parthénogénèse coïncide avec une extrême rareté de mâles. Il est facile de comprendre comment a pu se développer ce mode de multiplication : beaucoup d'espèces ont la propriété, bien que chez elles la fécondation soit de règle, de pondre en nombre variable des œufs susceptibles de parthénogénèse[1] (Ver à soie, *Arctia caja*, divers Phasmes, *Tenebrio molitor*, Astéries, Oursins) ; si la proportion des mâles baisse de telle sorte que la fécondation ne se produise plus que rarement, il est évident que ces espèces pourront néanmoins persister grâce à cette propriété, d'autant plus qu'il y aura une sélection intense des femelles à dispositions parthénogénétiques. De nos jours, les Charançons *Otiorhynchus ligustici* et *turca*, le Cynipide *Rhodites rosæ*, un certain nombre de Nématodes parthénogénétiques (*Rhabditis Schneideri* et autres), des Crustacés (*Candona, Cypris*, etc.), n'ont plus que des femelles parthénogénétiques, les mâles ayant complètement disparu. Il est curieux de remarquer que chez l'Étoile de mer *Asterias tenuispina*, qui se multiplie asexuellement par coupure du corps en deux moitiés se complétant ensuite, les mâles sont parfois d'une excessive rareté.

II. Hermaphrodisme. — On a signalé souvent, à titre d'anomalies plus ou moins rares, la présence d'œufs dans le testicule des animaux les plus variés[2], et inversement la pré-

1. Ces œufs susceptibles de parthénogénèse sont sans doute des œufs qui, par une modification mal connue des phénomènes de maturation, conservent leurs 2 N chromosomes, ainsi que cela a lieu chez le Cynipide *Rhodites rosæ* (Schleip).

2. Les mâles dont les testicules renferment des œufs sont assez fréquents chez les *Rana* et *Bufo* ; chez divers *Orchestia* et notamment l'*O. Deshayesi* de Naples, plus de la moitié des jeunes mâles ont dans leurs testicules de vrais œufs, qui se résorbent au moment de la maturité des spermatozoïdes.

sence de régions mâles, donnant des spermatozoïdes viables, dans des ovaires, et ceci chez des espèces à sexes constamment séparés. On conçoit que si le nombre des mâles vient à diminuer beaucoup, ces hermaphrodites exceptionnels, autofécondés, pourraient sauver l'espèce ; comme il y aurait une sélection intense des femelles à disposition hermaphrodite, en peu de générations l'espèce dioïque pourrait devenir une espèce hermaphrodite.

Le Nématode *Rhabditis Viguieri* occupe une position intermédiaire : chez cette espèce, il y a encore des mâles, mais rares (4 ou 5 p. 100 ♀) ; quant aux femelles, un quart d'entre elles sont de vraies femelles unisexuées, les trois autres quarts sont hermaphrodites ; évidemment, les mâles et femelles pures pourraient disparaître sans inconvénient pour l'espèce. C'est sans doute par ce processus que se sont formées les nombreuses espèces de Nématodes hermaphrodites, à fécondation autogame ; les mâles n'ont pas toujours disparu, mais ils sont très rares (1 p. 10.000 ♀ chez *Diplogaster robustus*), et présentent la particularité de ne plus jouer de rôle, ayant perdu tout instinct et appétit sexuel. De même, chez les espèces hermaphrodites de Mollusques, Crustacés et Poissons, il paraît bien que ce sont les femelles qui sont devenues hermaphrodites, les mâles ayant disparu ou étant réduits à l'état de mâles nains, plus ou moins dégénérés (Cirripèdes et Sacculine, *Myzostoma glabrum*) ; mais il est bien possible qu'il y ait d'autres modes de constitution des espèces hermaphrodites.

Proportion sexuelle : *Amphioxus* (Burchard, *Jen. Zeit. f. Naturw.*, 27, 1900, p. 743) ; bibliographie et revue (Cuénot, *Bull. scient. France Belg.*, 32, 1899, p. 505) ; Chiens (Heape, *Proc. Cambridge phil. Soc.*, 14, 1907, p. 121) ; *Bufo* (Miller, *Amer. Natur*, 43, 1909, p. 641), Cobayes (Minot, Senescence und rejuvenation, 1891, p. 107) ; *Latrodectus* et *Macrodactylus* (Montgomery, *Journ. exp. Zool.*, 5, 1908, 429), *Nephrops* (Mac Intosh, *Proc. Cambridge phil. Soc.*, 12, 1904, p. 441), *Paludina* (Popoff, *Arch. f. mikr. Anat.*, 70, 1907, p. 120), *Carcinus mænas* (Punnett, *Proc. Cambridge phil. Soc.*, 12,

1903, p. 293), *Phosphenus hemipterus* (du Buysson, *Bull. Soc. entom. France*, 1901, p. 220). — Homme (Punnett, *Proc. Cambridge phil. Soc.*, 12, 1904, 481 ; Nichols, *Arch. f. Rassen-und Gesells.*, 4, 1907, 390). — Gini, *Il sesso dal punto di vista statistico*, Milano, 1908.

Parthénogénèse : Bérenguier, Nouvelle capture d'un mâle typique de Bacillus gallicus (*Bull. Soc. entom. France*, 1909, 234). — Bibliographie dans Schleip, Die Reifung des Eies von Rhodites rosæ L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung (*Zool. Anz.*, 35, 1909, 203).

Hermaphrodisme : Boulenger, On the hermaphroditism of the Amphipod Orchestia Deshayesii (*Proc. Zool. Soc. London*, 1908, 42). — Maupas, Modes et formes de reproduction des Nématodes (*Arch. Zool. exp.*, 3e sér., 8, 1900, 463). — Pelseneer, Hermaphroditism in Mollusca (*Quart. Journ. micr. Sc.*, 37, 1894, 19). — Smith (G.), Sex in the Crustacea, with a special reference to the origin and nature of hermaphroditism (*Rep. 77 Meet. brit. Assoc. Adv. Sc.*, 1908, 543).

CARACTÈRES SEXUELS TARDIFS [1]

Les caractères sexuels tardifs sont infiniment variés et je ne puis songer à citer ici que les plus intéressants d'entre eux ; il est singulier qu'ils se rencontrent presque tous dans les deux grands groupes des Arthropodes et des Vertébrés ; rares et peu marqués chez les Mollusques, ils manquent totalement, sauf çà et là quelques exceptions, dans les autres groupes.

Caractères en rapport avec la copulation : bras hectocotyle des Céphalopodes ♂, capable d'autotomie chez l'Argonaute ; pattes préhensiles avec crochets ou ventouses, ou simplement élargies, de beaucoup de Crustacés et d'Insectes ♂ (*Dytiscus*) ; mandibules hypertrophiées de divers *Andrena* ♂. Paumes adhésives des Batraciens Anoures, permettant aux ♂ de se cramponner aux ♀, ce qui facilite peut-être aussi la sortie des œufs.

1. Nombreux documents dans Darwin, *La descendance de l'Homme et la selectionsexuelle*, 3e éd., Paris, 1881. — Cunningham, The heredity of secondary sexual characters (*Arch f. Entwicklm.*, 26, 1908, 372). — Plate, *Selectionsprinzip*, Leipzig, 1908, p. 200.

Mâles nains vivant en parasite sur les femelles, chez le Trématode *Gynæcophorus*, la Bonellie, des Isopodes (*Bopyrus*), Copépodes (*Chondracanthus*), Cirripèdes (divers *Scalpellum*).

Caractères en rapport avec la ponte, la protection ou la nutrition des jeunes : coquille un peu plus renflée chez les Anodontes et Unios ♀, en raison de l'incubation des œufs dans les branchies; coquille sécrétée par la ♀ de l'Argonaute, où elle dépose ses œufs (le mâle étant libre et beaucoup plus petit). — Déformation du corps par le développement excessif des ovaires (Termites); Papillons ♀ (*Saturnia pavonia, Ocneria dispar, Bombyx quercus*) à corps plus lourd et à ailes plus développées que celles des ♂; présence chez les Copépodes ♀ *Calocalanus plumulosus* et *pavo* de longues soies plumeuses qui contribuent à supporter les sacs ovigères. — Chez l'Ophiure *Ophiacantha vivipara*, les ♂ ont 5 bras, tandis que les ♀ ont 6 bras, parfois même 7 ou 8.

Poche incubatrice ventrale de l'Hippocampe ♂; logettes dorsales du *Pipa* ♀; marsupium des Monotrèmes et Marsupiaux ♀ (développé aussi chez le *Thylacinus* ♂). Glandes mammaires des Mammifères ♀, rudimentaires chez les ♂; dépilation de la poitrine des ♀, facilitant la préhension des mamelles ; évasement du bassin des Mammifères ♀.

Instincts spéciaux : surveillance de la ponte par beaucoup de Poissons ♂; instincts des Hyménoptères ♀, préparant la provende des larves ; nidification et couvaison des Oiseaux ♀, remplacés parfois par les ♂.

Organes locomoteurs et sensoriels, plus développés chez les mâles : les ♂ seuls sont ailés chez les Blattides, Lampyre, le Diptère *Clunio*, les Papillons *Cheimatobia brumata*, *Orgya antiqua*, etc. Antennes plus grandes des Daphnies ♂, des Longicornes ♂, du Hanneton ♂ (7 feuillets chez le ♂, 6 plus courts chez la ♀). — Yeux des Abeilles et Diptères ♂ se touchant sur le vertex, tandis qu'ils sont écartés chez les ♀; yeux en turban des Éphémères ♂ (*Cloe*, *Potamanthus*).

Organes phosphorescents plus développés chez *Lampyris noctiluca* ♀ que chez les larves et les mâles.

Organes musicaux : chants des Orthoptères et des Cigales ♂ (ce n'est pas un appel pour les ♀, car elles paraissent ne pas entendre), des Grenouilles ♂ (à l'époque des amours seulement ou toute l'année comme chez *Rana esculenta*) ; chants des Oiseaux ♂, cris spéciaux des Cerfs, des Singes, des Phoques, souvent renforcés par des sacs vocaux ou des appendices céphaliques.

Odeurs : odeur musquée chez le ♂ d'un Canard australien (*Biziura lobata*), sac à musc du *Moschus moschiferus* ♂ ; odeurs fortes du Bouc, du Chamois ; écailles odorantes de Papillons soit ♂ soit ♀.

Couleurs brillantes des mâles, chez Papillons (*Lycæna*) et Oiseaux ; robes de noces de Poissons (Épinoche) et Tritons ; couleurs des Singes ♂ (callosités fessières, tête bizarrement colorée du Mandrill). — Rares cas d'inversion chez des Gallinacés de l'Inde et d'Australie (*Turnix*), dont la ♀ est plus grosse, plus vivement colorée et plus belliqueuse que le ♂, et chez quelques Araignées (*Argiope*, *Gasteracantha*).

Armes et ornements : pinces plus fortes chez les Crabes ♂ ; énorme pince droite vivement colorée du Crabe *Gelasimus* ♂ ; cornes, appendices ou mandibules des Lamellicornes ♂, rudimentaires ou nulles chez les ♀ (*Lucanus, Dynastes, Copris,* etc.), fortes pinces caudales des Forficules ♂ ; ailes plus grandes et plus brillamment colorées et ornées de beaucoup de Papillons ♂.

Filaments des nageoires de Téléostéens (*Callionymus* ♂) ; mandibule en crochet du Saumon ♂ dit Bécard ; crête dorsale des Tritons ♂, dentelée chez *T. cristatus*. Appendices nasaux de certains Caméléons ♂ (dans les deux sexes chez *Chamæleo bitæniatus*). — Crêtes, barbillons et caroncules des Gallinacés ♂ ; splendide parure des ♂ de Faisans, Paons, Argus, Oiseaux de Paradis, si développée qu'elle rend parfois le vol impossible. Collier de plumes des Combattants mâles ; ergots

le Gallinacés ♂ (existent aussi chez les ♀ des Faisans *Crossoptilon auritum*, *Phasianus Wallichi*, le *Pavo muticus* de Java et des Poules de diverses races); bec plus robuste du *Tetrao urogallus* ♂.

Fortes canines de beaucoup de Mammifères ♂; dent du Narval ♂; crinière du Lion, du Bison, du Babouin ♂; barbe et poils pectoraux de certaines races d'Hommes, barbe du Singe *Pithecia satanas* ♂. Bois des Cervidés (dans les deux sexes chez le Renne); cornes du Mouton mérinos ♂, manquant chez les brebis. Stéatopygie et tablier vulvaire des femmes boschimanes.

Parades et combats : les Araignées ♂ du groupe des Attides se balancent devant la femelle, comme pour exhiber leurs couleurs; exhibitions excitatrices et combats des Oiseaux : Balz ou parade grotesque des Coqs de bruyère; combats des Combattants (*Machetes pugnax*) qui peuvent avoir lieu même en l'absence de femelles, des Échassiers de rivage, des Paons, Coqs, etc; la roue du Paon, du Dindon, de l'Argus. — Lutte acharnée à coups de tête de beaucoup de Cervidés; combats des Phoques, Castors, Taupes, Éléphants, etc.

Différences correspondant à des modes de vie différents : les ♂ des *Culex, Stomoxes,* Taons, vivent du suc des fruits, tandis que les ♀ sucent le sang des Vertébrés : les ♀ des Strepsiptères et de plusieurs Crustacés sont parasites, tandis que les ♂ sont libres, non déformés. Chez l'*Heteralocha acutirostris* (Nouvelle-Zélande), le ♂ a un bec court et large, capable de perforer le bois dur, tandis que la ♀ avec son bec long et courbe cherche des larves dans le bois pourri.

Différences physiologiques (température, nombre de pulsations, etc.) et psychiques (mâles combatifs, femelles passives; différences intellectuelles et affectives entre l'homme et la femme).

DÉTERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS PRÉCOCES ET TARDIFS

Nous avons vu précédemment que le sexe est déjà déterminé dans l'œuf fécondé; par conséquent, toutes les cellules qui descendent de celui-ci présentent aussi une particularité analogue à celle qui fait qu'un œuf est potentiellement mâle ou femelle ; dans ce sens, on peut donc dire que toutes les cellules somatiques ont un sexe ; par exemple, une cellule nerveuse de femelle diffère en quelque chose de la cellule nerveuse d'un mâle. Cela permet déjà de comprendre que l'organisme évolue suivant son sexe dans une direction spéciale ; mais ce n'est pas tout : des hormones sécrétées par les glandes génitales elles-mêmes, tantôt à certaines époques d'activité, tantôt d'une façon continue, peuvent influer à leur tour sur le soma et produire des modifications plus ou moins considérables, temporaires (robes de noces) ou définitives. Le déterminisme des caractères sexuels précoces et tardifs est très différent suivant les groupes d'animaux et peut-être même suivant les espèces ; ici, c'est la détermination du soma qui est suffisante (Insectes), là, il s'y superpose l'action d'hormones.

De très nombreuses observations, que nous allons résumer plus loin, montrent que chez un animal d'un sexe donné, il apparaît parfois des caractères du sexe opposé, y compris les cellules génitales caractéristiques (hermaphrodites accidentels) ; d'autre part, un animal d'un sexe donné peut très bien transmettre à sa descendance des caractères propres à sa race, mais exprimés seulement dans le sexe opposé (Taureau transmettant des qualités de race bonne laitière, femme transmettant à ses enfants mâles l'anomalie de l'hypospadias qu'elle a reçue de son père ; poule faisane croisée avec un coq domestique transmettant aux hybrides mâles les caractères tardifs du Faisan). Il semble donc qu'un zygote, bien qu'il soit déterminé, peut avoir en puissance les caractères de l'un et

'autre sexes : c'est un hermaphrodite potentiel. Sa détermina-ion, dont on ignore l'essence, le fait évoluer dans un certain ens, de telle sorte qu'un caractère s'exprime au maximum hez le mâle, reste rudimentaire ou manque chez la femelle, u inversement; on conçoit donc que des caractères latents u sexe non exprimé puissent apparaître si l'on trouble le nécanisme des corrélations (castration physiologique ou hirurgicale, blessures, action des parasites, etc.). Il n'est pas ossible actuellement de dire si, dans tous les groupes, les eux zygotes mâle et femelle ont en puissance les caractères es deux sexes, ou si c'est seulement une sorte de zygote qui la double potentialité, l'autre sorte n'en ayant qu'une : une emelle d'Oiseau, par exemple, peut présenter, dans certaines irconstances, des caractères réellement mâles ; elle a donc la aleur $\frac{F}{M}$, tandis que le mâle, semble-t-il, ne présente jamais e caractères féminins. C'est le contraire chez les Crabes et 'agures : la femelle n'a jamais de caractéristiques mâles, lors que le mâle peut acquérir des caractères authentique-nent féminins : la première aurait alors la valeur F, le econd $\frac{M}{F}$.

Hormone testiculaire. — Chez les Mammifères, l'hormone esticulaire qui provoque l'apparition des caractères tardifs et ntretient l'état normal des caractères précoces (pénis, annexes énitales), est sécrétée probablement par les cellules dites nterstitielles du testicule (Ancel et P. Bouin) : en effet, des nâles à testicules restés dans l'abdomen (cryptorchides) ou ien dont les canaux déférents ont été liés, ce qui supprime ans les deux cas la partie sexuelle mais laisse intacte la glande nterstitielle, conservent néanmoins tous les caractères exté-ieurs et psychiques de leur sexe, et cependant ils sont sté-iles, sans spermatozoïdes. D'une façon générale, la castra-ion des mâles de Mammifères, pratiquée à l'état jeune, main-ient ceux-ci à l'état infantile avec tendance à évoluer du côté emelle.

L'exemple des Cervidés est tout à fait probant : chez les Cervidés du vieux monde, les mâles normaux développent annuellement des bois pendant la période de rut, tandis que les femelles normales en sont dépourvues ; mais cependant, malgré l'apparence, l'un et l'autre sexes ne diffèrent pas au point de vue des déterminants germinaux des bois, comme nous le montrerons plus tard. Pour que les bois poussent chez le mâle, il faut qu'une hormone d'origine testiculaire excite la région céphalique, et pour qu'ils tombent et se renouvellent, il faut qu'il y ait annuellement une action hormonique, l'animal étant dans de bonnes conditions de nutrition : en effet, les mâles castrés jeunes n'acquièrent pas de bois; et de même, les mâles à testicules malades ou atrophiés ne développent pas leur ramure, ou bien n'ont que des cornillons anormaux; quand on castre un mâle pendant la période de croissance des bois, il y a arrêt du cycle et les bois ne tombent plus; enfin, des blessures des os produisent également des anomalies dans ces organes. Chez les Rennes seuls, la castration n'a pas d'effet, car les bois, qui existent aussi bien chez la femelle que chez le mâle, ne sont pas conditionnés par une hormone génitale.

Chez les Batraciens et Poissons, il y a aussi des hormones testiculaires, jouant le rôle capital dans l'apparition des caractères tardifs. Les pelotes adhésives des mains de Grenouilles mâles, qui apparaissent annuellement à l'époque des amours pour s'atrophier ensuite, cessent de se développer chez les Grenouilles castrées, à moins qu'on ait introduit en temps utile un testicule, ou injecté de la substance testiculaire dans le sac lymphatique dorsal. On a étudié des femelles de *Rana esculenta* et *temporaria* qui possédaient d'un côté un ovaire normal, et de l'autre un ovotestis ; et bien que ces exemplaires fussent des femelles fonctionnelles et que le tissu ovarien prédominât de beaucoup, elles possédaient néanmoins des pelotes adhésives comme des mâles.

L'observation suivante, portant sur un Poisson, suffit à

démontrer la présence d'une hormone testiculaire : c'est un *Fundulus majalis* hermaphrodite, qui renfermait à peu près 5 p. 100 de tissu testiculaire et 95 p. 100 d'ovaire, et qui, du reste, a pondu des œufs. Extérieurement, l'animal avait à peu près l'aspect d'un mâle. La petite quantité de testicule avait empêché le développement des couleurs de la femelle, et a eu l'effet positif de provoquer chez cet hermaphrodite, à l'expiration de sa période de ponte, des manœuvres de cour auprès d'une femelle normale (Newman, 1908).

Chez les Oiseaux tels que la Poule, l'hormone testiculaire n'a sans doute qu'un rôle adjuvant ; si on castre de jeunes Coqs (chaponage), il y a une réduction considérable de la crête, des barbillons et oreillons, des ergots, ainsi qu'un arrêt de développement du larynx (le chapon ne chante plus), sans parler des caractères non sexuels (obésité, allongement des pattes, rapetissement du crâne), mais les Coqs castrés acquièrent néanmoins les grandes plumes tectrices de la queue et du cou.

Hormone ovarienne. — Chez les femelles des Mammifères, l'hormone ovarienne, sécrétée probablement par les corps jaunes qui se forment à la suite du rejet des œufs, conditionne le développement des organes sexuels précoces et le maintien de leur état normal ; en effet, l'ablation des ovaires pratiquée dans le jeune âge maintient l'utérus et les annexes, ainsi que les glandes mammaires, dans un état infantile ; chez la femelle adulte, la castration a pour suite la suppression des périodes de rut (règles, chaleurs) et l'atrophie de l'utérus ; notons en passant que chez les Vaches qui allaitent, la castration, arrêtant le cycle, prolonge considérablement la période de lactation.

L'atrophie sénile ou pathologique des ovaires chez les femelles de Cervidés ou d'Oiseaux amène parfois l'apparition de caractères mâles, ce qui semble indiquer l'existence d'hormones ovariennes, sécrétées par les ovaires fonctionnels, qui,

agissant sur un soma femelle, inhibent le développement des caractères mâles. En effet, les vieilles biches à ovaire atrophié, de même que les femelles à ovaires malades, acquièrent fréquemment des cornillons, parfois de petits bois généralement anormaux.

Chez les Oiseaux, il y a de très nombreuses observations

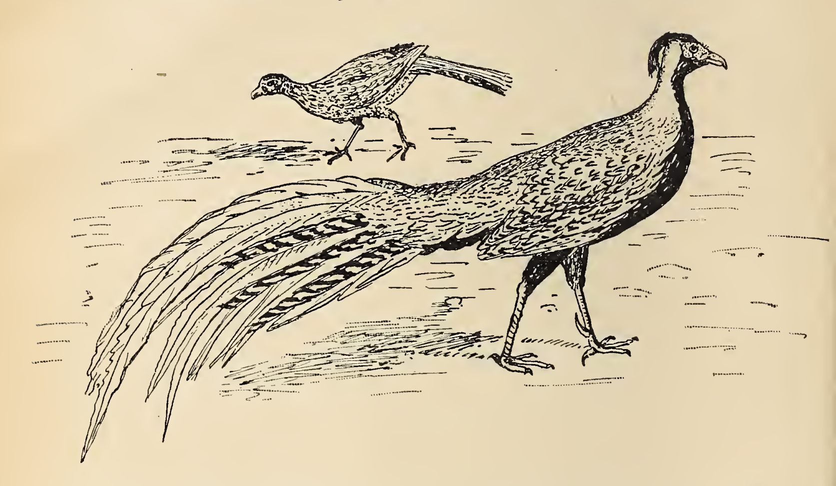


Fig. 27. — Faisan argenté du sud de la Chine (*Gennaeus nycthemerus*) : au second plan, une femelle normale, de couleur terne ; au premier plan, vieille femelle âgée de 10 à 11 ans, qui a cessé de pondre à l'âge de 8 ans, et dont l'ovaire est complètement atrophié ; elle a acquis alors la magnifique parure du mâle et un ergot.

relatant le développement des caractères mâles les plus typiques chez des femelles dont l'ovaire ne fonctionne plus : Korschelt, par exemple, rapporte le cas d'une Poule à plumage de Coq, armée d'ergots, qui avait un sarcome de l'ovaire, et celui d'une vieille Cane qui, à partir de treize ans, l'ovaire étant atrophié, acquit le plumage d'un mâle et cherchait à effectuer la copulation. Les vieilles Faisanes, dont l'ovaire est réduit à un filet conjonctif, acquièrent régulièrement le magnifique plumage du mâle et des ergots ; chez un exemplaire de Faisan argenté (*Gennaeus nycthemerus*) que j'ai étudié, la vieille femelle (fig. 27) ne différait du mâle que par un moindre développement des caroncules céphaliques.

On a signalé le même phénomène chez la Perdrix, plusieurs Passereaux, la Paonne, chez les vieilles femelles de Colibris, qui prennent la parure du jeune mâle, etc.

Cette combinaison, chez les Oiseaux, du soma déterminé et de l'action des hormones, permet peut-être de comprendre le cas extrêmement embarrassant des Oiseaux hermaphrodites: Max Weber (1890) a décrit un Pinson (*Fringilla cœlebs*) qui avait à droite le plumage d'un mâle adulte, et à gauche celui d'une femelle; à droite, il avait un testicule normal et à gauche un ovaire normal : on peut concevoir que cet animal avait un soma également hermaphrodite et mi-parti ; la partie droite mâle a été seule influencée par l'hormone testiculaire qui n'a du reste chez les Oiseaux qu'un effet assez faible, tandis que sur la partie gauche femelle, le développement des couleurs mâles était inhibé par l'hormone ovarienne, qui restait sans effet sur la partie droite. Une explication analogue est applicable à la Poule hermaphrodite de Pearl et Curtis (1909), qui avait à gauche un ovaire dégénéré, et à droite un testicule également dégénéré; le cou et la tête étaient d'un mâle, le reste du corps nettement du type femelle.

Le cas des Insectes. — Chez les Insectes, la simple détermination du soma suffit pour conditionner l'apparition des caractères sexuels tardifs ; il n'y a pas d'hormones testiculaire ou ovarienne. On a enlevé les glandes sexuelles à de jeunes chenilles d'*Ocneria dispar*, d'*Orgya*, de *Bombyx mori*, à des jeunes larves de *Gryllus campestris*, etc. ; malgré cette castration, les Papillons et les Grillons ont apparu avec les caractères tardifs de couleurs et de forme et les instincts sexuels qu'ils devaient avoir. Bien mieux, la transplantation chez des chenilles de deux ovaires à la place des testicules, ou à côté de ceux-ci, n'a eu aucun effet visible sur les Papillons ; enfin, après avoir castré et saigné une chenille, si on lui injecte du sang d'une chenille de sexe opposé ou un extrait des glandes sexuelles, les Papillons éclos ne présentent encore aucune modification.

Cette absence d'hormones s'accorde bien avec ce que l'on sait sur les gynandromorphes (fig. 28) : ce sont des Insectes ou des Crustacés qui sont extérieurement mi-parti mâle, mi-parti femelle, ou bien présentent une mosaïque aussi variée que possible des caractères des deux sexes. Or, au point de vue des glandes génitales, les gynandromorphes symétriques



Fig. 28. — *Smerinthus populi* gynandromorphes ; la partie noire indique les régions mâles, la blanche les régions femelles. A, Papillon exactement mi-parti ♂ et ♀, dont les organes génitaux internes, presque entièrement mâles, ne présentaient que des rudiments d'un oviducte ; B, Papillon dont les antennes et une aile supérieure sont mâles, tandis que les organes génitaux internes sont entièrement femelles, sauf la présence d'un pénis (imité de Wenke, *Zeit. f. wiss. Zool.*, 84, 1906).

peuvent n'avoir que des testicules, ou bien que des ovaires, ou encore un testicule dans la partie mâle et un ovaire dans la moitié femelle, avec tous les intermédiaires imaginables dans les annexes et l'état rudimentaire ou fonctionnel des glandes génitales ; il est donc visible que ces dernières n'ont aucun effet déterminant sur le soma.

Ces gynandromorphes ne sont pas rares chez les hybrides, dont les parties composantes doivent avoir tendance à se séparer, et on cite même des hybrides dont les deux moitiés sont différentes sexuellement et racialement ; par exemple :

Argynnis paphia		*Smerinthus* hybride	
Gauche	Droite	Gauche	Droite
♀	♂	♀	♂
var. *valesina*	var. *typica*	espèce *populi*	espèce *ocellatus*

Il apparaît assez nettement qu'il se fait plus ou moins tar-

divement, au cours de la segmentation de l'œuf, une dissociation séparant des cellules somatiques de sexe différent ; cette dissociation peut aboutir à une mosaïque quelconque ou à un animal mi-parti, les glandes génitales, dont le sexe est déterminé par celui de l'ilôt somatique où elles se forment, n'ayant aucune influence subséquente sur les caractères sexuels tardifs.

Action des parasites. — Les parasites qui détournent à leur profit, non seulement une certaine quantité de nourriture globale, mais surtout des substances particulières pour le développement de leurs propres œufs, ont parfois une action curieuse sur les caractères sexuels de leur hôte. D'abord ils peuvent déterminer une atrophie plus ou moins complète des ovaires ou testicules, soit qu'ils s'installent à l'intérieur même de ces organes (castration directe : Cercaires de Distomes chez la Paludine), soit en agissant à distance (castration indirecte : Bopyriens sur Crustacés) ; parfois aussi ces organes sont à peine touchés et simplement arrêtés dans leur développement (le testicule des *Carcinus* parasités par la Sacculine produit souvent des spermatozoïdes, en quantité moindre il est vrai que chez un Crabe normal). En même temps, les parasites peuvent provoquer, d'une façon extrêmement variable suivant leur nature et celle des hôtes, et aussi suivant l'époque d'infection de ceux-ci, une inversion des caractères sexuels tardifs, sur laquelle Giard a attiré l'attention dans des travaux restés célèbres.

Il est peu probable que le parasite agisse en castrant, c'est-à-dire en supprimant la sécrétion d'une hormone ; il doit plutôt modifier d'une façon générale le chimisme de son hôte, ce qui retentit indépendamment sur les glandes sexuelles et les caractères tardifs. Les Crustacés présentent de nombreux exemples de cette action des parasites; je citerai notamment :

Stenorhynchus, Inachus, Carcinus, etc., parasités par *Sacculina*.

Eupagurus Bernhardus et *excavatus,* parasités par *Peltogaster.*

Palœmon, parasité par *Bopyrus.*

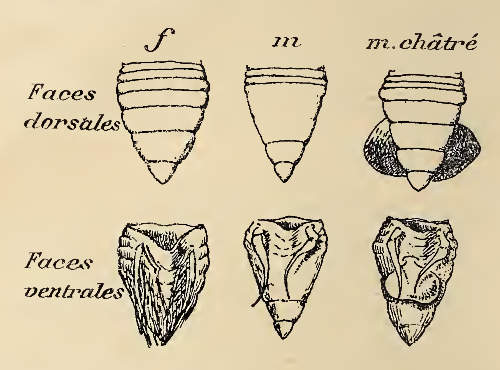


Fig. 29. — Effet produit par *Sacculina carcini* sur l'abdomen du *Carcinus mœnas : f*, abdomen de femelle normale ; *m.* mâle normal ; *m. châtré,* mâle porteur de Sacculine et présentant des caractères féminins (d'après Giard).

Eupagurus Bernhardus, parasité par *Phryxus* ; le Crabe *Eriphia* par un Entoniscien.

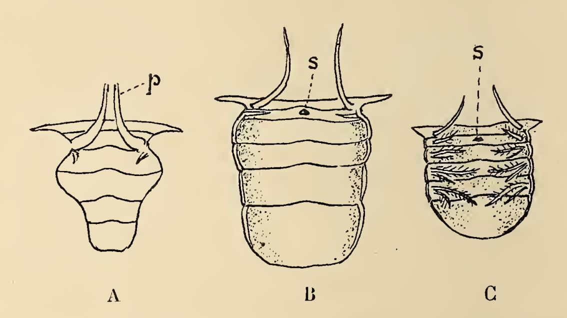


Fig. 30. — Abdomens d'*Inachus scorpio* mâles, vus du côté ventral : *p*, pénis ; *s*, trace de la Sacculine. A, abdomen de ♂ normal ; B, abdomen de ♂ infecté par une Sacculine, présentant un élargissement de type féminin ; C, autre mâle infecté, dont l'abdomen est presque entièrement revenu au type féminin par l'apparition des appendices ovigères (d'après G. Smith, *Rhizocephala, Faune de Naples,* 1906).

Inachus dorsettensis, parasité par une grande quantité de Grégarines du genre *Aggregata.*

Quand le parasite a une action, la femelle est peu modifiée ;

elle présente simplement un arrêt de développement des pattes abdominales qui portent les œufs. Chez les Crabes mâles, au contraire (fig. 29 et 30), en plus de quelques arrêts de développement (stylets copulateurs un peu réduits, pinces restant petites), il y a visiblement un réveil des caractères femelles latents, qui surgissent après la mue qui suit l'infection ; l'abdomen, jadis rétréci, s'élargit et prend les caractères féminins du nombre d'anneaux ; il acquiert souvent des pattes

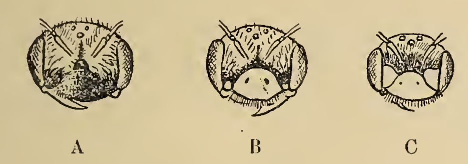


Fig. 31. — A, tête d'*Andrena labialis* ♀ normale, vue de face : B, tête de ♀ stylopisée, à coloration masculine ; C, tête de ♂ normal (d'après J. Pérez, *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 40, 1886).

abdominales, un peu moins grandes que celles d'une femelle. Enfin, chez quelques individus très féminisés d'*Eupagurus excavatus* infesté par *Peltogaster*, et d'*Inachus scorpio* porteur de Sacculine, il se forme des œufs dans le testicule en voie de régénération après le départ du parasite, de sorte que le mâle devient hermaphrodite.

Un autre exemple classique d'action des parasites est celui étudié par J. Pérez sur les Hyménoptères du genre *Andrena* (fig. 31) : les Andrènes sont attaquées à l'état larvaire par des *Stylops*, qui n'empêchent pas, à l'inverse des Ichneumons, la transformation en imagos ; mais ceux-ci sont curieusement modifiés. Les mâles stylopisés, au lieu d'avoir une coloration jaune ou blanchâtre plus ou moins étendue sur la partie inférieure de la face, ont cette tache jaune amoindrie d'une façon variable, parfois même disparue; les femelles stylopisées, au lieu d'avoir la face entièrement noire, acquièrent une tache claire, qui est parfois égale à celle du mâle normal. Les instruments de travail de l'Andrène femelle (brosse sur le tibia

élargi, houppes de poils sur les côtés du métathorax et sous les hanches, brosse du premier article du tarse) s'amoindrissent chez les stylopisées; le tibia devient plus grêle et se rapproche de celui du mâle; le mâle stylopisé, par contre, n'éprouve que des modifications insignifiantes des pattes; l'aiguillon de la femelle stylopisée est légèrement raccourci; enfin, la frange anale de poils de la femelle est atténuée ou disparaît chez les femelles stylopisées, et parfois elle apparaît chez le mâle stylopisé, qui n'en a jamais à l'état normal. Les antennes (12 articles chez la femelle normale et 13 chez le mâle normal) ne subissent pas de modifications. Les deux ovaires des stylopisées présentent un notable arrêt de développement, et il est possible que ces femelles soient tout à fait stériles : chez l'unique mâle parasité qui a été disséqué, il y avait atrophie d'un côté, tandis que les autres tubes testiculaires étaient remplis de sperme, peut-être anormal.

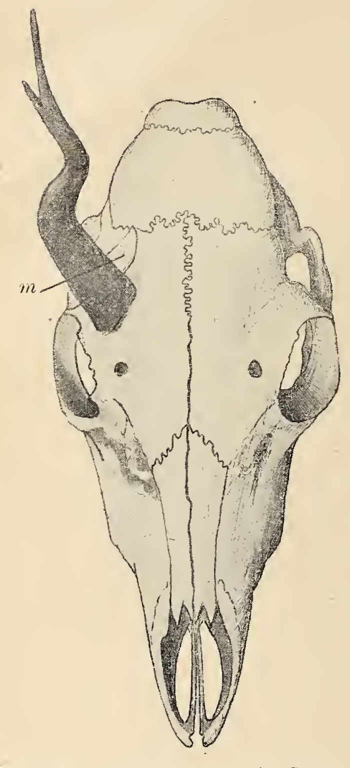


Fig. 32. — Tête osseuse de *Cervus capreolus* ♀, présentant à droite un bois, dont le développement a été provoqué par la présence d'un morceau de verre (*m*) fiché dans le frontal droit (d'après Blasius, 5e *Cong. Int. Zool. Berlin*, 1901).

Action des traumatismes. — De simples traumatismes suffisent parfois à réveiller les latences des caractères tardifs non exprimés, sans doute par des troubles du chimisme général analogues à ceux causés par les parasites. Le cas suivant rapporté par Blasius est tout à fait probant (fig. 32) : une femelle

de *Cervus capreolus* s'était blessée à la tête en franchissant une fenêtre vitrée, et avait gardé un morceau de verre fiché dans le frontal droit, au-dessus de l'orbite ; la réaction de l'os a produit à droite, dans le courant de l'année, un bois long d'une dizaine de centimètres, avec un andouiller, comme celui d'un Chevreuil mâle.

Hormones testiculaire et ovarienne : Ancel et P. Bouin, Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle du testicule des mammifères (*Journ. Phys. et Path. gén.*, 6, 1904, 1012) ; Recherches sur les fonctions du corps jaune gestatif (*Journ. Phys. et Path. gén.*, 12, 1910, 1). — M. Nusbaum, Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches (*Arch. f. d. ges. Phys.*, 126, 1909, 519). — Rörig, Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden, etc. (*Arch. f. Entwicklm.*, 8, 1899, 382) ; Über Geweihentwickelung und Geweihbildung (*Arch. f. Entwicklm.*, 11, 1901, 225).

Castration physiologique et hermaphrodisme : Is. Geoffroy Saint-Hilaire, Sur les mues chez les animaux (*Essais de Zoologie générale*, Paris, 1841, p. 483). — Korschelt, Sur un cas de plumage de mâle chez une Cane domestique (*Bull. scient. France Belg.*, 19, 1888, 110). — Newman, A significant case of hermaphroditism in Fish (*Biol. Bull.*, 15, 1908, 207). — Pearl et Curtis, Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl (*Biol. Bull.*, 17, 1909, 271). — Tichomiroff, Androgynie bei Vogeln (*Anat. Anz.*, 3, 1888, 221). — Weber (M.), Über einen Fall von Hermaphroditismus bei Fringilla cœlebs (*Zool. Anz.*, 13, 1890, 508). — Youngman (*Anat. Anz.*, 35, 1909, 301). — Yung, Sur un cas d'hermaphrodisme chez la Grenouille (*Revue suisse Zool.*, 15, 1907, 87).

Insectes : Pour travaux d'Oudemans, Kellogg, Meisenheimer, voir Kopec, Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen (*Bull. int. Acad. Sc. Cracovie*, série B, 1908, 393) ; Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen (*même recueil*, 1910, 186). — Regen, Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei Gryllus campestris (*Zool. Anz.*, 35, 1910, 427). — Bibliographie complète des Papillons gynandromorphes dans Wenke, Anatomie einer Argynnis paphia Zwitters (*Zeit. f. wiss. Zool.*, 84, 1906, 95).

Action des parasites : Pelseneer, Trématodes parasites de Mollusques marins (*Bull. scient. France Belg.*, 40, 1906, 161). — Pérez (J.), Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du genre Andrena (*Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 40, 1886, 21). — Bibliographie dans Smith (G.), Rhizocephala (*Faune de Naples*, 1906)

et Potts, The modification of the sexual characters of the Hermit Crab, etc. (*Quart. Journ. micr. Sc.*, 50, 1906, 599).

Traumatismes : Blasius, Ueber einen Fall von einseitiger Geweihbildung bei einen alten Ricke, etc. (5e *Congr. intern. Zool.*, *Berlin*, 1901, 464).

LA MORT. — DURÉE DE LA VIE

La mort naturelle est le phénomène par lequel le soma des Métazoaires, après un nombre de jours ou d'années variable pour chaque espèce, cesse brusquement ou graduellement d'être coordonné pour vivre ; c'est un caractère spécifique, déterminé comme tous les caractères à la fois par la constitution intime de l'organisme et les circonstances extérieures de la vie. Le processus de la mort naturelle est variable : beaucoup d'êtres ne reproduisent qu'une fois, et la reproduction est suivie à bref délai de la mort, d'autant plus que l'animal ne se nourrit pas ; la machine cesse de fonctionner sans qu'on puisse dire exactement ce qui l'arrête ; il est possible que l'excitation sexuelle ou l'évacuation des produits génitaux produise une perturbation violente, jouant un rôle important dans le processus de la mort. Il serait intéressant de voir combien de temps vivraient des animaux de ce groupe, privés dès le jeune âge de leurs glandes génitales ; peut être la durée de leur vie serait-elle notablement augmentée. Il semble bien, en effet, que les animaux tenus en captivité, et rendus stériles par les conditions artificielles de celle-ci, vivent beaucoup plus longtemps que leurs congénères libres ; on a noté, par exemple, qu'un *Gryllus campestris* mâle, castré et gardé en captivité, vivait encore longtemps après la disparition des Grillons à l'état de nature.

Dans cette catégorie, on peut citer le Papillon du Ver à soie, qui ne prend pas de nourriture à l'état d'imago, et qui meurt aussitôt après avoir reproduit (parfois même les femelles meurent en pondant); les Éphémères, qui passent deux ou trois ans à l'état de larve, vivent leur dernière journée à l'état

d'imago, et meurent pendant la nuit, après avoir pondu ; le Nudibranche *Eolis papillosa*, qui vit juste un an, et soit en aquarium soit dans la nature, meurt quelques jours après avoir déposé son ruban d'œufs. Les mâles nains des Rotifères, dépourvus de tube digestif, vivent en tout trois jours, qu'ils s'accouplent ou non ; enfin, les Monstrilles, petits Crustacés parasites d'Annélides dans leur jeune âge et pélagiques à l'état adulte, n'ont pas non plus de tube digestif, et après s'être reproduits, meurent d'inanition avec leurs organes internes en dégénérescence.

Un autre processus de mort naturelle, relié au précédent par divers intermédiaires, est celui de la sénilité : l'individu présente une période de croissance, puis une période de reproduction, qui dure un certain temps et se termine, les organes génitaux s'atrophiant plus ou moins complètement. Mais l'être reste vivant pendant un temps qui peut excéder de beaucoup la période active qui vient de s'écouler ; il subit des transformations lentes, graduelles, qui sont du reste la suite de celles qui l'ont amené à l'état adulte ; il devient vieux, sénile, et la coordination de ses organes et les processus de régulation deviennent tellement défectueux qu'il succombe, généralement par manque de résistance à une invasion microbienne banale.

Les modes de sénilité varient naturellement suivant les organismes : une vieille Blatte, une vieille Paludine, un Oursin ou une Holothurie âgée, ont le tissu conjonctif encombré de produits d'excrétion solides qui se sont lentement accumulés pendant toute la vie, faute d'appareils excréteurs convenables pour les éliminer à l'extérieur ; un vieux Perroquet de plus de 81 ans, étudié par Metchnikoff, Mesnil et Weinberg, avait un plumage rare, l'ovaire atrophié et des organes internes intacts, sauf une dégénérescence accentuée des cellules du cerveau. La vieillesse de l'Homme est marquée par l'ossification complète, la fragilité des os par disparition de la partie spongieuse, le blanchiment et la perte des poils, l'atrophie

musculaire et conjonctive (rides), la perte d'élasticité des artères (cœur plus gros par compensation fonctionnelle et pouls un peu plus fréquent), un amoindrissement du système nerveux (moindre contrôle sur les muscles, organes des sens défectueux, difficulté d'assimiler de nouvelles idées), et un fonctionnement imparfait des appareils de défense organique.

Voici quelques chiffres d'âges, qui n'ont souvent que la valeur d'une limite supérieure donnée par un unique individu, vivant en captivité :

Homme	80-100	ans et plus.
Éléphant	100-120	ans.
Rhinocéros unicorne, sénile	25-37	—
Cheval, Cerf	40	—
Ours blanc	37	—
Lion	35	—
Bœuf	30	—
Sanglier	25	—
Chat	14-20	—
Chacal et Chien	17-18	—
Mouton	15	—
Renard	14	—
Lièvre	10	—
Écureuil	6	—
Rat blanc, Souris	2-3	—
Faucon	164	—
Vautour (*Neophron percopterus*)	118	—
Aigle (*Aquila chrysaetos*), plus de	100	—
Corbeau	50-70	—
Perroquets (*Chrysotis, Cacatoès*)	80-100	ans et plus.
Canard Eider	80-100	ans.
Coucou, Pie	30	—
Oie, Cygne domestique, jusqu'à	100	—
Rossignol, Merle, Bouvreuil, Chardonneret, Serin, Moineau	12-25	ans.
Pigeon, Poule	10-30	—
Dindon	16	—
Faisan doré	15	—

Testudo Daudini	300	ans.
Crapaud	40	—
Triton alpestris	15	—
Hyla arborea	$10\,{}^1/_4$	—
Crystallogobius	1	an.
Écrevisse	20	ans.
Reine de Fourmi	10-15	—
Reine d'Abeille et de Termite	4-5	—
Abeille mâle	4-5	mois.
Ouvrière d'Abeille	6	—
Carabiques	7-11	ans.
Timarcha, sénile	5	—
Cicada tredecim et *septemdecim*	13-17	—
Araignées	1-2	—
Araignée *Atypus piceus*	7	—
Ciona intestinalis	5	mois.
Natica heros	30	ans.
Paludine	8-10	—
Tectibranches, Nudibranches	1	an.
Limnea stagnalis, Planorbis	3-4	ans.
Helix pomatia	6-8	—
Helix hortensis	6	—
Hybride *Helix nemoralis-hortensis*	10	—
Limax maximus	$2\,{}^1/_2$-3	—
Arion, Agriolimax agrestis	1	—
Tridacne géante	60-100	—
Margaritana margaritifera	50-100	ans et plus.
Naïades (*Unio*, etc.)	12-14	ans et plus.

Sangsue médicinale	20 ans au moins	*Actinia mesambryanthemum*	67 ans au moins
Lumbricus terrestris	6 à 10 ans	*Sagartia troglodytes*	50 ans.

On peut se demander si, à côté des modes de mort obligatoire retracés plus haut, il n'y aurait pas des espèces pour lesquelles la mort ne serait pas obligatoire, mais seulement accidentelle : on peut imaginer un organisme, comme une Tortue ou une Actinie, qui, arrivé à l'état adulte, resterait indéfiniment en équilibre, sans croître ni vieillir ; assurément, bien que théoriquement immortels, mais non pas impérissables, tous les individus de cette espèce mourraient un jour ou l'autre d'accident (maladie parasitaire, carnassier, accident cosmique), mais cet accident pourrait se produire à un âge quelconque. La question n'est évidemment pas susceptible d'une réponse expérimentale ; en fait, une telle espèce n'aurait aucun avantage sur une autre présentant un processus obligatoire, et il est peu croyable qu'il en ait jamais existé ; on imagine difficilement un animal qui subirait les accidents inévitables de la vie, traumatismes, invasions microbiennes, changements cosmiques, sans que la coordination délicate de ses cellules et l'équilibre réciproque des organes ne soient quelque peu modifiés ; or, c'est le dérangement, si léger qu'il soit, des rouages de la machine qui constitue l'amorce de la sénilité. Et s'il s'est établi un âge approximatif de mort pour chaque espèce, c'est que toutes les machines individuelles diffèrent assez peu pour qu'elles réagissent de même à l'accumulation des accidents inévitables.

Ce qui montre bien que c'est le fonctionnement même de la machine qui avec le temps en altère la coordination, c'est le fait que les périodes de vie latente ne comptent pour ainsi dire pas (Rotifères, Mollusques gardés à sec pendant des années). Si l'on ralentit les réactions chimiques de l'organisme, comme cela est possible chez des animaux inférieurs par abaissement de la température, la vie est prolongée : ainsi le Copépode d'eau douce *Viguierella cæca* étudié par Maupas

(1892), vit 77 jours à 18°, et la moitié moins, 38 jours, à 26°. Chez les animaux supérieurs tels que l'Homme, la longévité étant un caractère certainement héréditaire, c'est-à-dire dépendant plus de notre constitution interne que des conditions de vie, c'est une pure rêverie d'imaginer qu'il serait possible de prolonger notablement la vie humaine en modifiant légèrement ces conditions.

Pour qu'une espèce ait pu persister, il faut naturellement qu'il y ait un certain rapport entre les causes de destruction habituelles, sa durée de vie et sa fécondité ; aussi les animaux à vie longue (Éléphant, Homme, Oiseaux) peuvent avoir sans inconvénient une faible fécondité, comparativement à ceux à vie courte comme les petits Rongeurs ou la Poule ; c'est en ce sens qu'on peut dire avec Weismann que la durée de vie propre à une espèce est une adaptation à ses conditions d'existence ; la sélection destructive a rapidement supprimé les formes qui ne présentaient pas le rapport convenable.

Nombreux documents sur la durée de la vie dans Weismann, La Durée de la Vie (*Essais sur l'Hérédité*, trad. de Varigny, Paris, 1892). — Korschelt, Versuche an Lumbriciden und deren Lebensdauer im Vergleich mit andern wirbellosen Tieren (*Verhandl. d. deustch. Zool. Ges.*, 16, 1906, 113). — Oustalet, La longévité chez les animaux Vertébrés (*La Nature*, 28, 1900, 378). — Riley, Longevity in Insects with some unpublished facts concerning Cicada septemdecim (*Proc. ent. Soc. Washington*, 3, 1895, 108).

Déterminisme de la mort : Demoll et Strohl, Temperatur, Entwickelung und Lebensdauer (*Biol. Centralb.*, 29, 1909, 427). — Maupas, Sur le Belisarius Viguieri, nouveau Copépode d'eau douce (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 115, 1892, 135). — Metchnikoff, *Etudes sur la nature humaine*, Paris, 1903 ; *Essais optimistes*, Paris, 1907. — Metchnikoff, Mesnil et Weinberg, Recherches sur la vieillesse des Perroquets (*Ann. Inst. Pasteur*, 16, 1902, 912).

TROISIÈME PARTIE

LES FACTEURS DE L'ÉVOLUTION

VARIATION ET HÉRÉDITÉ

Définitions. — Tous les caractères des êtres vivants sont la résultante de deux facteurs *inséparables* : 1° une certaine constitution physico-chimique de l'œuf qui donne naissance à l'animal : c'est le *potentiel* ou *patrimoine héréditaire* reçu des parents ; 2° les circonstances de milieu, internes ou externes, qui ont pu agir sur l'organisme, depuis le moment où l'œuf a commencé son évolution.

Supposons deux individus de même espèce, élevés dans des conditions de milieu rigoureusement identiques, qui donnent une résultante différente pour certains caractères : on dira que le potentiel héréditaire n'était pas le même pour les deux individus, et qu'il a présenté des *mutations* qui se traduisent par des caractères différentiels.

Supposons deux individus de même espèce ayant même patrimoine héréditaire (des jumeaux vrais, par exemple), dont l'un évolue dans un milieu que l'on peut regarder comme banal et habituel, tandis que l'autre subit l'effet de conditions qui varient jusqu'à la limite compatible avec la vie. La résultante sera différente pour les deux êtres : on dira que les caractères touchés par le changement des conditions de vie ont présenté des *fluctuations*.

Si, pour un caractère capable de fluctuation, on définit une

norme, par exemple la forme la plus commune correspondant à un milieu banal, on appellera *acquise* la différence entre la norme et une fluctuation provoquée par un procédé quelconque. Ainsi, la norme, pour une certaine race de Vaches, est de produire 15 litres de lait par jour; si une Vache de cette race, richement nourrie et traite d'une façon habile, arrive à produire 20 litres, le *caractère acquis* par l'individu est 20 — 15, soit la faculté de produire 5 litres de plus que la norme.

Enfin, si l'on examine un lot considérable d'individus de même espèce, sans savoir s'ils ont ou non un potentiel héréditaire de même valeur, s'ils ont rencontré au cours de leur vie des circonstances identiques ou différentes, et que l'on compare parmi tous ces individus un caractère donné, on étudie alors la *variation* du caractère, c'est-à-dire un mélange à tous degrés de ses mutations et de ses fluctuations.

Pour comprendre ce qu'est une mutation, la seule méthode est d'étudier son hérédité.

LA MUTATION (ÉTUDE EXPÉRIMENTALE)

Expériences fondamentales. — Proposons-nous de rechercher les règles d'hérédité de deux caractères symétriques bien tranchés, par exemple les couleurs de la Souris grise (pelage coloré par un mélange de blanc et de pigments jaune, noir et brun; yeux noirs) et de la Souris albinos (pelage d'un blanc pur, yeux rouges).

Le croisement entre ces deux formes (fig. 33) fournit constamment des petits absolument identiques au parent gris à yeux noirs : on dit alors qu'il y a *dominance* du caractère gris; le caractère blanc, qui ne s'exprime pas, qui est caché par l'autre, est *dominé, récessif* ou *latent*. Continuons l'expérience : croisons entre eux ces hybrides à caractère gris dominant; il apparaît cette fois dans la progéniture encore des grises, mais aussi des Souris blanches à yeux rouges, identiques à

leur grand parent. Si l'on a un grand nombre de petits, on constate qu'il y a une relation numérique définie et constante entre les deux formes, soit 3 grises pour une blanche.

Il s'agit maintenant d'interpréter l'expérience : les petits de 1re génération, ceux qui étaient tout gris, étaient formés

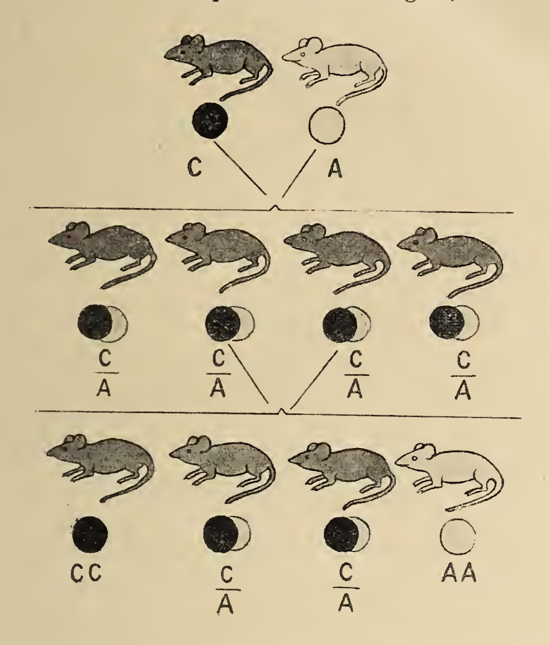


Fig. 33. — Diagramme du croisement mendélien type, entre Souris grise C et albinos A, et entre deux hétérozygotes $\frac{C}{A}$.

par la fusion d'un gamète renfermant en puissance le caractère gris avec un autre gamète renfermant en puissance le caractère blanc ; pour nous exprimer autrement, disons que chacun des gamètes renfermait quelque chose qui était *déterminant* du caractère gris ou du caractère blanc. Chez l'hybride, une seule de ces potentialités s'exprime ; le déterminant du gris domine l'autre ; mais les deux déterminants ont passé dans toutes les cellules du corps, y compris les cellules sexuelles de l'ovaire ou du testicule. Au moment de la formation des œufs et des spermatozoïdes chez l'hybride,

les deux déterminants se séparent l'un de l'autre; la moitié des gamètes reçoit le caractère gris (C), l'autre moitié le caractère blanc (A) : il y a *disjonction des déterminants.*

Lorsqu'on croisera les hybrides entre eux, il pourra par suite se produire quatre combinaisons de gamètes :

Gamète à déterminant	gris ×	gamète à déterminant	gris (CC)
—	gris ×	—	blanc (CA)
—	blanc ×	—	gris (AC)
—	blanc ×	—	blanc (AA)

Ces quatre combinaisons, vu la règle de dominance qui a été établie lors du croisement originel, donneront les résultats suivants :

La combinaison CC donne un gris de race pure ou *homozygote*. .		
Les combinaisons $\frac{CA}{AC}$ donnent des gris de race impure ou *hétérozygotes*, semblables aux hybrides de 1re génération	3 gris	
La combinaison AA donne un blanc de race pure ou *homozygote* .	1 blanc	

Ce que l'on peut exprimer plus brièvement, en mettant en dénominateur le déterminant dominé :

$$\frac{C}{A} \times \frac{C}{A} = 1\ CC + 2\ \frac{C}{A} + 1\ AA$$

Non seulement l'hypothèse correspond bien aux résultats bruts de l'expérience, mais on peut vérifier une à une les Souris produites et voir que tout est bien conforme aux prévisions théoriques. Par exemple, si l'on accouple avec des Souris blanches les Souris grises de cette 2e génération, on voit que le tiers de ces dernières donne uniquement des produits gris : ce sont les homozygotes CC $\left(CC \times AA = \frac{C}{A}\right)$; les deux autres tiers (fig. 34) donnent *autant* de blancs que de gris : ce sont les hétérozygotes $\frac{C}{A}$; en effet, ceux-ci, par suite de la disjonction des déterminants dans les cellules sexuelles, produisent autant de gamètes à déterminant gris que de gamètes à déterminant blanc, et comme la Souris blanche n'a naturellement que des gamètes à déterminant blanc, il n'y a que deux combinaisons possibles :

Gamète à déterminant gris × gamète à déterminant blanc = $\frac{C}{A}$
(1 gris hétérozygote)

Gamète à déterminant blanc × gamète à déterminant blanc = AA
(1 blanc homozygote)

$$\text{ou } \frac{C}{A} \times AA = 1\ \frac{C}{A} + 1\ AA$$

Ces expériences fondamentales dans l'histoire de l'Hérédité ont été faites vers 1865-69 par un moine autrichien, Johann

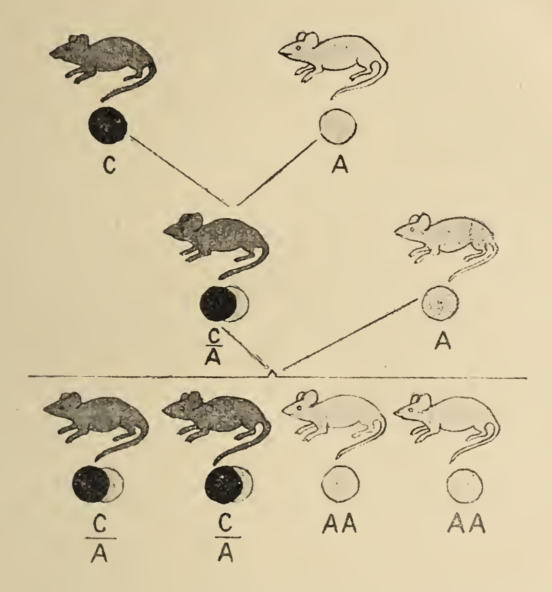


Fig. 34. — Diagramme du croisement entre une Souris grise hétérozygote $\frac{C}{A}$ et une Souris albinos A.

Mendel, dans le jardin de son couvent de Brünn, avec des Pois et des Haricots ; mais sa découverte géniale passa inaperçue, et ce n'est que vers 1900 que trois botanistes, De Vries, Correns et Tschermak, travaillant indépendamment les uns des autres, retrouvèrent la loi de Mendel et remirent son œuvre en lumière ; du côté zoologique, Bateson et moi constatâmes peu après que la loi s'applique aussi à divers caractères des animaux. C'est par un juste hommage à Mendel que l'on donne le nom de déterminants *mendéliens* à ceux qui présen-

tent le phénomène typique de disjonction dans les cellules sexuelles des hybrides.

Nous avons raisonné, jusqu'ici, comme s'il n'existait que deux formes de Souris, la grise et la blanche ; mais il y en a bien d'autres qui, depuis un temps indéterminé, sont élevées par l'Homme pour son amusement : il en est de jaunes, de noires, de brunes à yeux noirs. de café au lait, de gris perle, de jaunes à yeux rouges ; les unes ont la robe uniforme et d'autres un pelage plus ou moins panaché de blanc ; il y a des valseuses qui ont une singulière anomalie de locomotion, etc. Si l'on pratique entre toutes ces formes des croisements méthodiques pour se rendre compte des potentiels héréditaires de chacune d'elles, on aboutit à la conception suivante :

Le plasma germinatif d'une Souris grise (que l'on peut considérer comme l'ancêtre commun) renferme un certain nombre de substances, les *déterminants* ou *gènes* [1], dont chacune est susceptible de changements ou *mutations*. Chez le type ancestral, il y a au moins six sortes ou catégories de déterminants, que nous désignerons par des lettres conventionnelles : C G F M U R..... ; si l'un quelconque de ces déterminants est modifié, on obtient une autre Souris (forme élémentaire ou *genotype*), qui diffère en quelque chose de l'ancêtre, qui en est une *mutation*, forte ou faible ; les diverses catégories de déterminants ont présenté, au cours des âges, des mutations en nombre variable : tel déterminant n'a qu'une mutation, tandis qu'on en connaît trois pour un autre. Deux déterminants quelconques, dans une même catégorie, se comportent entre eux exactement comme les déterminants C et A, qui nous ont servi à poser les règles de Mendel : ils sont *homologues* ou *allélomorphes* [2], et ce mode d'hérédité est dit *alternatif*.

On connaît en tout, chez les Souris, 9 mutations des déterminants ancestraux ; dans le tableau ci-joint, elles sont dési-

1. De γένος, naissance (mot de Johannsen).

2. De ἀλληλο-μορφή, l'une et l'autre formes (mot de Bateson).

guées par des lettres conventionnelles, dont la place indique leurs relations de dominance, un déterminant quelconque dominant ceux qui sont placés en dessous de lui en ligne verticale; les lettres grasses indiquent les déterminants de la Souris grise.

1	2	3	4	5	6
C	J	**F**	**M**	**U**	**R**
A	G'	D	X	P	W
	G		E		
	N				

Pour qu'une Souris soit viable, il faut qu'elle ait une collection de 6 déterminants de catégories différentes, mais peu importe lequel dans chaque catégorie, de sorte qu'il y a 192 combinaisons différentes ou *génotypes* de Souris, ayant chacune sa formule héréditaire propre.

Effet des mutations; corrélation. — La mutation, qui est exactement un changement de nature d'un déterminant, peut affecter un nombre plus ou moins grand de caractères descriptifs : ainsi, toutes les Souris qui renferment E ont les yeux rouges et un pelage d'une teinte assez claire ; une Souris qui renferme W est valseuse, modification importante de l'ensemble sensitivo-moteur, et il est souvent difficile de l'élever. On dit que ces divers caractères descriptifs liés à un déterminant précis sont *corrélatifs*.

Inversement, un caractère descriptif que l'on peut définir d'un mot peut être dû à l'interaction de plusieurs déterminants : ainsi le pelage uniforme des Souris noires est déterminé par l'ensemble C N F M U..... Si, dans cette formule, on remplace un seul des déterminants par un homologue, la teinte change : si l'on remplace C par A, la Souris est albinos, les pigments ne peuvent se développer ; dans la 2e catégorie, G à la place de N donne du gris ; D dans la 3e, amène la disparition du pigment noir, de sorte que la Souris apparaît

colorée par le pigment brun, jadis masqué par le noir; X à la place de M, dilue le noir (bleu des auteurs anglais); P à la place de U, produit une robe panachée de blanc, etc.

Enfin, des Souris peuvent être parfaitement identiques extérieurement, et cependant différer par leurs déterminants (on dit que c'est le même *phénotype*[1]) : ainsi, les 48 combinaisons renfermant les déterminants A et R donnent toutes des albinos identiques comme pelage et manière d'être, bien que leurs formules héréditaires ne soient pas les mêmes, ce qui n'apparaît que lorsqu'on pratique des croisements appropriés.

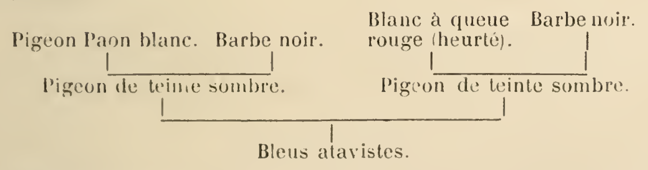
Qu'est-ce qu'un déterminant? On peut concevoir que c'est une substance chimique particulière, renfermée dans les cellules sexuelles, qui détermine, à travers les innombrables divisions et réactions cellulaires, une certaine constitution intime des cellules de la peau, du système nerveux, du tube digestif, etc., se traduisant parfois par des caractères visibles; ainsi les déterminants des quatre premières catégories correspondent peut être à la présence, dans les cellules de l'épiderme et de l'œil, de chromogènes dont la coopération produit des pigments variés; mais il est impossible de savoir en quoi ils affectent les cellules des reins ou du foie, car les modifications non visibles en rapport avec un changement de déterminants échappent à nos moyens d'investigation.

Il n'est pas inutile d'insister sur ce fait, habituellement mal compris, que mutation est exactement synonyme de variation héritable, que celle-ci peut être extrêmement minime ou au contraire constituer un écart considérable du type normal. Quelque variées et inattendues qu'elles paraissent, les mutations ne sont pas quelconques; leur direction est canalisée par la constitution même de l'organisme, comme le montrent les mutations de couleur qui sont connues d'une façon presque complète pour beaucoup d'espèces : il n'y aura jamais de Souris rouge ni tricolore, alors qu'il y a des Cobayes rouge,

1. De φαίνω, paraître (mot de Johannsen).

noir et blanc; un animal rayé transversalement comme un Tigre pourra présenter une fusion des bandes, ce qui donnera un animal tout noir, ou une diminution de celles-ci, ce qui tendra vers un pelage uniforme clair, ou une rupture des raies, ce qui pourra donner des taches isolées comme celles de la Panthère, mais il est invraisemblable qu'il présente une mutation à bandes longitudinales. Enfin, les mutations sont volontiers *itératives*, c'est-à-dire que si l'on considère un ensemble d'espèces alliées, on trouve souvent dans chacune d'elles des mutations semblables : on connaît des albinos parfaits chez presque tous les Vertébrés, depuis les Poissons jusqu'à l'Homme, ainsi que des mutations mélaniques (*Mus rattus* et *norvegicus*, Écureuil, Hamster, *Arvicola*, Panthère, etc.).

Atavisme. — L'atavisme est un phénomène qui consiste en l'apparition imprévue, dans des élevages de plantes ou d'animaux, d'une forme (*ataviste*) rappelant en tout ou en partie un ancêtre disparu depuis de nombreuses générations. Je rappellerai tout d'abord l'exemple classique de Darwin (*Variation*, I, p. 210) : il croisa entre elles des races parfaitement définies et constantes de Pigeons, deux noires, une blanche à queue rouge et une blanche, et il obtint des hybrides de teinte sombre qu'il accoupla : ces hybrides, à leur tour, donnèrent des Pigeons d'un bleu magnifique avec le croupion blanc, une double barre noire sur les ailes, les plumes caudales barrées et bordées de blanc, en somme l'exact portrait du Pigeon de roche (*Columba livia*), qui est l'ancêtre des races domestiques. Le diagramme ci-contre donne le détail du croisement :



L'exemple suivant est tout aussi probant : en croisant une

Poule toute blanche avec un Coq blanc (race soyeuse), Bateson obtient à coup sûr des hybrides tous colorés en rouge et

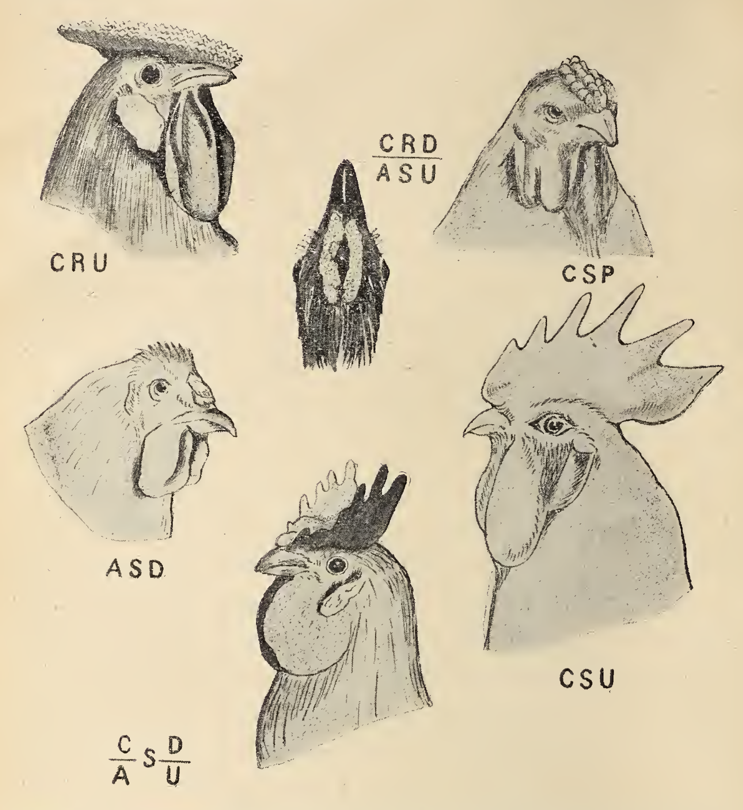


Fig. 35. — Différents types de crêtes chez *Gallus domesticus* et combinaisons nouvelles résultant des croisements : CRU, crète en rose ; CSP, crête en pois ; CSU, crête dentelée ; ASD, type Bréda sans crête ; $\frac{\text{CRD}}{\text{ASU}}$, crête double en rose ; $\frac{\text{C}}{\text{A}}$ S $\frac{\text{D}}{\text{U}}$, crête double dentelée (d'après Punnett, *Proc. Roy. Soc. Med. London*, 1908, et Morgan, *Experim. Zoology*), 1907.

noir, ressemblant beaucoup au Coq de jungle (*Gallus bankiva*), qui est sans doute l'ancêtre des races domestiques.

Ce phénomène extraordinaire est tout simplement dû à la rencontre de déterminants, provenant de l'un et l'autre parents, qui donnent une combinaison dominante identique à celle qui caractérisait la forme primitive ; quand on connaît

dans diverses races les formules héréditaires et les rapports de dominance, on peut combiner des croisements qui donneront à coups sûr des atavistes: ainsi, il existe une race de Souris gris perle à yeux rouges, caractérisée par les déterminants C N E F, et une race de Souris albinos, également à yeux rouges, caractérisée par les déterminants A G M D; l'une et l'autre sont des génotypes qui, en lignée pure, transmettent indéfiniment leurs caractères propres. Or, si on les croise, on obtient des hybrides $\frac{CGMF}{ANED}$, absolument identiques à la Souris grise sauvage par le pelage gris, les yeux noirs, et la formule des déterminants dominants.

Après cet exposé des expériences fondamentales et de la conception des déterminants, nous allons passer en revue diverses modalités d'hérédité de mutations.

Déterminants mendéliens. Crête des Coqs. — Parmi les différentes formes de crête (fig. 35), la plus répandue est la crête simple, *dentelée* en scie (type primitif du *Gallus bankiva*, présenté actuellement par les Leghorn, Minorca, etc); les Bantam et Hambourg ont une crête *en rose,* constituée par de petits tubercules en rangées parallèles, tandis que les Coqs Bréda n'ont que deux petites papilles, rudiments d'une crête *double.* Quand on croise une race à crête dentelée simple ou à crête en rose avec un Bréda, on obtient des crêtes doublées, soit dentelées, soit en rose, et ces hybrides croisés entre eux donnent cinq formes différentes : des crêtes rudimentaires du type Bréda, des crêtes dentelées simples ou doubles, des crêtes en rose simples ou doubles. Enfin, les crêtes en rose sont dominantes sur les crêtes dentelées.

Tout s'explique facilement si l'on admet que la forme de la crête est en rapport avec 3 déterminants qui ont présenté chacun une mutation:

C (présence de crête) est dominant sur A (crête rudimentaire).

R (rose) est dominant sur S (dentelée).

D (double) est dominant sur U (simple).

Crête en rose = C R U.

Crête dentelée = C S U.

Type Bréda = A S D.

Le croisement initial CSU × ASD = $\frac{C}{A}$ S $\frac{D}{U}$, soit une dentelée double.

La crête *en pois*, beaucoup plus basse que la dentelée, est constituée par des tubercules disposés en trois rangées (races Brahma, Indian Game, etc) ; elle est aussi en rapport avec 3 déterminants (CSP). Comme le déterminant P domine U, il en résulte que, si l'on croise Rose par Pois, on obtient une nouvelle forme C $\frac{R}{S}$ $\frac{P}{U}$, qui est la crête de la race Malaise, dite crête *en noix*, plus ou moins bosselée.

Mosaïque de deux déterminants. — La race de Poules dite *bleue andalouse* ne transmet pas son type à toute sa progéniture : deux bleues croisées entre elles donnent toujours un mélange de noires, bleues, et blanchâtres maculées de gris, dans les proportions 1, 2 et 1. D'autre part :

Bleue × Noire donnent noires et bleues en nombre égal.

Bleue × Blanche — — —

Noire × Blanche donnent seulement des bleues.

L'hypothèse la plus simple est d'admettre que les bleues sont des hétérozygotes A-N dont la couleur est une sorte de mosaïque du noir (N) et du blanc maculé de gris (A), sans qu'il y ait dominance de l'un ou de l'autre. Quand on croise deux bleues, les déterminants disjoints donnent les combinaisons reconnues dans les expériences:

A.N × A.N = AA (blanc) + 2 A.N (bleue) +NN (noir).

L'hypothèse est vérifiée par le fait que les blanches croisées entre elles ne donnent que du blanc, et que les noires croisées entre elles ne donnent que du noir.

Les Souris jaunes. — Comme les Poules bleues, les Souris jaunes ne peuvent jamais constituer une race pure ; quand on

accouple entre elles des Souris jaunes, on obtient toujours, quelle que soit la sélection à laquelle on les a soumises, un mélange de Souris jaunes (en majorité), et de Souris d'une couleur quelconque, grise, noire ou brune, dans une proportion voisine de 3 à 1. Le phénotype Souris jaune est donc toujours hétérozygote, le déterminant J, toujours dominant, étant forcément associé à un déterminant de même catégorie (G', G ou N). Il y a bien dans les gamètes disjonction des déterminants, mais les gamètes J sont incapables de s'unir entre eux pour donner des homozygotes JJ ; par contre, ils s'unissent à tous les autres gamètes renfermant un allélomorphe de J. Le croisement de deux Souris jaunes devrait donc donner (la combinaison JJ n'étant pas possible) :

$$\frac{J}{G} \times \frac{J}{G} = 2\ \frac{J}{G}\ \text{(jaune)} + 1\ GG\ \text{(gris)}.$$

En réalité, il n'en est pas ainsi, car il y a toujours un peu moins de 3 jaunes pour 1 gris ; mais cette anomalie peut être expliquée d'une façon satisfaisante : l'ovaire d'une femelle jaune renferme $\frac{n}{2}$ œufs à déterminant J et $\frac{n}{2}$ œufs à déterminant G ; les uns et les autres sont abordés par des spermatozoïdes J et G en nombre égal. Les $\frac{n}{2}$ œufs J sont inféconclables par les spermatozoïdes J, mais en raison du grand nombre de gamètes mâles, ils ont toutes chances, sauf quelques-uns, d'être aussi abordés par des spermatozoïdes G ; quand aux $\frac{n}{2}$ œufs G, ils sont fécondés en nombre égal par des spermatozoïdes J et G. On a donc finalement :

$\frac{n}{2}$ œufs J fécondés par spermatozoïdes G donnent hétérozygotes 2 $\frac{J}{G}$ . . . . $\frac{n}{4}$ œufs G fécondés par spermatozoïdes J donnent hétérozygotes $\frac{J}{G}$	soit 3 $\frac{J}{G}$
$\frac{n}{4}$ œufs G fécondés par spermatozoïdes G donnent homozygotes GG.	soit 1 GG

Dominance variant suivant le sexe. — Quand on croise

(fig. 36) la race de Moutons dite Dorset (cornue) par la Suffolk sans cornes, on obtient une progéniture dans laquelle les mâles sont tous cornus et les femelles sans cornes ; en appariant ces hybrides, on obtient une deuxième génération

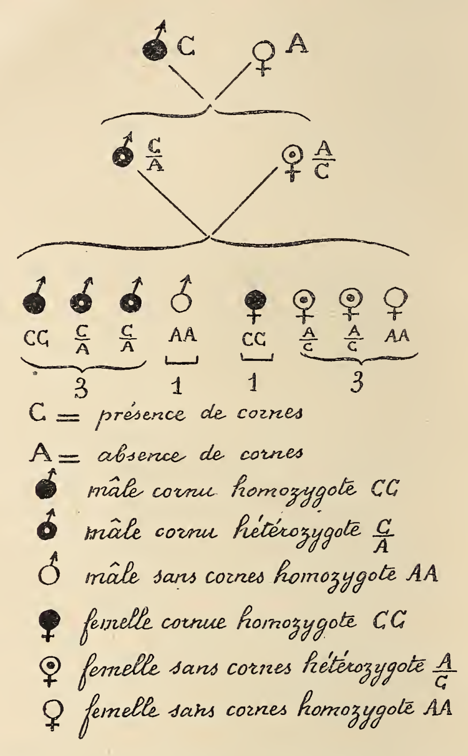
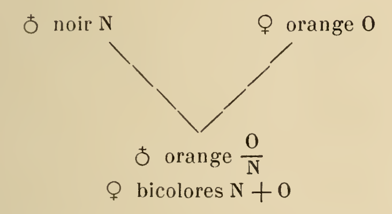


Fig. 36. — Diagramme du croisement entre un Mouton ♂ Dorset à cornes. et une ♀ Suffolk sans cornes, et entre deux hétérozygotes.

polymorphe, comprenant 3 n mâles cornus, n mâles sans cornes, n femelles cornues et 3 n femelles sans cornes. Tout s'explique si l'on admet que le déterminant des cornes est dominant chez le mâle et dominé chez la femelle par l'allélomorphe absence de cornes ; la 2[e] génération, comme le montre le diagramme ci-joint, comprend 3 sortes de mâles et 3 sortes de femelles, les uns homozygotes pour le caractère présence de cornes, les autres homozygotes pour le caractère

absence de cornes, et enfin des hétérozygotes munis de cornes chez les mâles et dépourvus chez les femelles. En conséquence, on ne peut obtenir des femelles à cornes que lorsque le parent mâle en est lui-même pourvu, la mère étant au moins hétérozygote, tandis qu'on peut avoir des Moutons mâles cornus, lorsque les deux parents sont eux-mêmes sans cornes (A mâle $\times \frac{A}{C}$ femelle $= \frac{C}{A}$ mâle à cornes).

Un autre exemple de dominance variant suivant le sexe est celui de l'orange et du noir chez les Chats : les deux génotypes croisés entre eux donnent des hétérozygotes dont les mâles sont orange (dominance complète) et les femelles bicolores, les deux couleurs s'exprimant en mosaïque (c'est ce que les Anglais appellent écaille de tortue) ; aussi, quand on voit un Chat bi- ou tricolore (par addition de blanc), on peut être sûr que c'est une femelle. Cependant, il paraît qu'il existe de très rares mâles bicolores.



Il y a encore bien d'autres caractères dont la puissance héréditaire est modifiée par le sexe du porteur : sans doute l'hémophilie, qui affecte presque exclusivement les hommes, les femmes de famille hémophilique étant généralement exemptes, mais néanmoins capables de transmettre la maladie à leur progéniture mâle ; de même la cécité pour les couleurs (non-distinction du rouge et du vert), l'héméralopie ou cécité nocturne, la maladie de Gower (paralysie musculaire pseudohypertrophique), sévissent seulement sur les mâles.

Corrélation entre un déterminant morphologique et le déterminant du sexe. Cas de l'Abraxas. — Le Papillon *Abraxas grossulariata* présente une variété *lacticolor* qui diffère du

type par la grande réduction des marques noires des ailes ; à l'état sauvage, cette mutation est excessivement rare, et presque toujours, elle est du sexe femelle.

Les croisements entre *grossulariata* et *lacticolor* donnent des résultats différents lorsqu'on prend le mâle dans l'une ou l'autre forme ; ainsi :

gross. ♂ × *lact.* ♀ donnent des *gross.* ♂ et ♀.

gross. ♀ × *lact.* ♂ donnent en nombre égal des *gross.* ♂ et *lact.* ♀.

Les hétérozygotes $\frac{gross.}{lact.}$ provenant du premier croisement, donnent lorsqu'on les apparie des *gross.* ♂ et ♀ et des *lact.* tous ♀, dans la proportion de 3 *gross.* pour 1 *lact.* Un seul croisement donne des *lacticolor* ♂ : c'est celui de $\frac{gross.}{lact.}$ ♂ × *lact.* ♀ ; il fournit des *gross.* ♂ et ♀, et des *lact.* ♂ et ♀, tous en nombre égal. Enfin *lact.* ♂ × *lact.* ♀ donnent des *lacticolor* ♂ et ♀.

Bateson et Punnett ont proposé l'explication suivante, qui rend bien compte de ces étranges complications :

1° Le déterminant de la variété *lacticolor* est dominé par celui du type *grossulariata.*

2° Les femelles renferment les déterminants des deux sexes, celui du sexe mâle étant dominé ; elles produisent par conséquent, après disjonction, des œufs de deux sortes en nombre égal, les uns à tendance femelle, les autres à tendance mâle. Au contraire, les mâles sont homozygotes au point de vue des déterminants du sexe, et les spermatozoïdes ont tous la tendance mâle.

3° Les femelles de *grossulariata* sont toutes hétérozygotes au point de vue des déterminants de la couleur, le déterminant de *grossulariata* dominant le déterminant *lacticolor*. Mais. lors de la disjonction, il y a répulsion entre le déterminant du sexe femelle et le déterminant du caractère *grossulariata*, de sorte que les œufs à tendance mâle renferment seuls le déterminant *grossulariata*, tandis que les œufs à tendance femelle renferment seuls le déterminant *lacticolor*.

Ainsi, à l'état de nature, les croisements des *grossulariata* ont lieu entre femelles hétérozygotes $\left(\text{formule } \frac{G\,♀}{L\,♂}\right)$ et des mâles homozygotes (G ♂) ; les deux sortes d'œufs possibles de la femelle (G ♂ et L ♀) sont fécondés par des spermatozoïdes G ♂, de sorte qu'il y a indéfiniment production de femelles hétérozygotes $\frac{G\,♀}{L\,♂}$ et de mâles homozygotes G ♂. L'apparition exceptionnelle dans la nature de la variété *lacticolor* est due à une association anormale, lors de l'ovogénèse, entre le déterminant du caractère *lacticolor* et la tendance mâle, ce qui peut donner des Papillons mâles hétérozygotes $\frac{G}{L}$ ♂, qui, accouplés avec les femelles de *grossulariata* $\frac{G\,♀}{L\,♂}$, produisent alors la femelle *lacticolor* L $\frac{♀}{♂}$. On comprend qu'il n'y a qu'une chance infime pour que se réalise l'unique croisement qui peut fournir des *lacticolor* mâles.

Fusion. — Dans quelques cas, exceptionnels du reste, et qui seront peut-être ramenés plus tard au type mendélien, il y a chez les hybrides fusion des caractères symétriques, c'est-à-dire production d'un état intermédiaire qui paraît stable, et qui se transmet sans disjonction aux descendants. Le plus bel exemple connu est celui des mulâtres produits par l'union d'un blanc et d'une négresse, dont la couleur de peau est intermédiaire entre celles des deux parents. Si un mulâtre s'unit à une blanche ou à une négresse, le produit est encore mixte, plus clair (quarteron) ou plus foncé (sambo). Il y a bien des cas de disjonction, mais justement parce qu'on les cite, ils doivent être très rares.

On peut rapprocher du cas des mulâtres celui des Lapins à longues oreilles tombantes croisés avec des Lapins à courtes oreilles ; l'hybride a des oreilles de longueur intermédiaire, oscillant autour de la moyenne arithmétique des longueurs parentales, et ses descendants conservent tel quel cet état (Castle). (Voir à ce sujet la critique de Lang, *Zeit für induktive Abst. u. Vererbungslehre,* 4, 1910, 1.)

MUTATION OSCILLANTE

Les mutations dont nous avons parlé jusqu'ici sont des mutations *fixes*, c'est-à-dire qu'elles se transmettent sans atténuation, dans leur intégrité ; les mutations *oscillantes* se comportent tout autrement.

Expérience fondamentale. — Croisons une Souris grise sauvage, à robe parfaitement uniforme, avec une Souris fortement panachée de blanc; tous les petits, sans exception, ne présentent pas trace de panachure ; accouplés entre eux, ils donnent une seconde génération renfermant sensiblement 3 Souris de robe uniforme pour 1 panachée ; les caractères robe uniforme et panachure paraissent donc bien en relation avec deux déterminants allélomorphes (désignés par les lettres U et P), le premier dominant le second ; en effet, les Souris panachées ont une progéniture exclusivement formée de petits panachés. Mais si l'on compare les petits aux parents, on se convainc facilement que l'étendue des taches blanches de ceux-là oscille dans des proportions notables autour des valeurs parentales ; tantôt elle leur est à peu près équivalente, tantôt elle est moindre ou plus grande. Si l'on choisit les Souris les plus panachées d'une famille et qu'on les croise entre elles, l'oscillation se produit à nouveau et il y a quelques petits plus panachés que leurs parents; si on les isole pour les croiser à leur tour, on observe un nouveau progrès des zones blanches, et ainsi de suite. On peut obtenir ainsi une série graduée, p, p_1, p_2, p_3... P (fig. 37), qui devrait aboutir, semble-t-il, à une Souris tout à fait blanche ; en réalité, je n'ai jamais vu le pigment disparaître complètement ; il reste toujours une tache colorée sur l'épaule, tout le reste du pelage étant blanc. Dans cette série, un terme plus pigmenté domine un terme qui l'est moins.

On peut admettre qu'une Souris dont la panachure a une valeur p_2, par exemple, forme des gamètes qui, au lieu d'avoir

en puissance le caractère p_2, contiennent ce caractère à différents états p, p_1, p_2, p_3, p_4, oscillant autour de p_2 comme centre. Si, à chaque génération, on sélecte les individus les plus panachés, on déplace le centre d'oscillation dans un même sens jusqu'à une limite qu'il paraît impossible de dépasser, et cette orthosélection amène une lente progression dans l'étendue des zones blanches. En somme, la mutation oscil-



Fig. 37. — Série de Souris montrant l'orthogénèse de la panachure, provoquée par sélection des meilleurs oscillants ; le point de départ est la Souris de gauche, vue par la face ventrale, qui présente une simple tache blanche sous le ventre ; le maximum de panachure est présenté par la Souris de droite, qui a une simple tache noire sous l'oreille droite.

lante a deux critériums : 1° le caractère du parent est *infixable* dans sa stricte intégrité ; il se transmet avec une valeur variable ; 2° par sélection, on provoque une orthogénèse du caractère dans un sens progressif ou régressif.

— Le pelage angora des Chiens, Cobayes et Lapins (dominé par le pelage court), la queue rudimentaire des Chats de l'île de Man (dominant sur la queue longue), l'emplumage des pattes de Poules (dominant sur les pattes nues), la longue queue du Coq Phénix du Japon (dominant sur la queue courte), la couleur des cheveux et des yeux chez l'Homme (les couleurs foncées, à partir du noir, dominant les couleurs plus claires jusqu'aux cheveux blond filasse et les yeux bleus), sont

aussi des mutations oscillantes plus ou moins analogues à la panachure.

MUTATIONS INFIXABLES

Une dernière catégorie de mutations est constituée par les mutations *infixables* à dominance imparfaite, correspondant à celles qui, chez les végétaux, caractérisent les *Mittelrasse* et *Halbrasse* de De Vries; le polydactylisme, dans les cas bien étudiés des Cobayes et des Poules, et sans doute aussi chez l'Homme, en est le type.

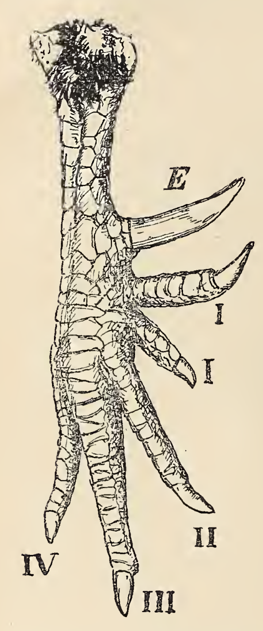


Fig. 38. — Patte de Coq Houdan : E, ergot ; I, pouce dédoublé : II, III et IV, les 3 doigts antérieurs (d'après Davenport, *Carnegie Inst. of Washington*, n° 52, 1906).

Les races de Poules Dorking et Houdan diffèrent des autres races par la présence d'un cinquième doigt, provenant du dédoublement du pouce, et comme lui placé en arrière (fig. 38); quand on croise ces Poules pentadactyles avec une race à quatre doigts, le caractère doigt supplémentaire est dominant, mais avec une certaine incertitude, les hybrides pouvant avoir un doigt supplémentaire plus petit que chez le type, ou bien n'existant qu'à une seule patte, ou même n'en ayant pas du tout (20 p. 100); il paraît du reste que, dans les élevages les plus sélectés des races pentadactyles, il apparaît de temps à autre (3 à 4 p. 100) des Poulets à 4 doigts; enfin, en croisant des Poules à 4 doigts, donc normales, mais ayant eu des ancêtres plus ou moins proches à pattes pentadactyles, on peut obtenir une très faible proportion de Poulets à 5 doigts.

Castle a observé des Cobayes qui ont 4 doigts aux pattes postérieures (au lieu de 3, chiffre normal) : ces Cobayes poly-

dactyles, croisés avec des femelles normales, donnent seulement 24 p. 100 de polydactyles, tandis que des mâles et femelles polydactyles ont une progéniture comptant 97 p. 100 de polydactyles, accompagnés cependant de petits à pattes normales. Les mamelles surnuméraires des Cobayes rentrent dans la même catégorie.

La bifurcation ou trifurcation de la nageoire caudale (fig. 39) chez les Poissons rouges (*Carassius auratus*) est encore une

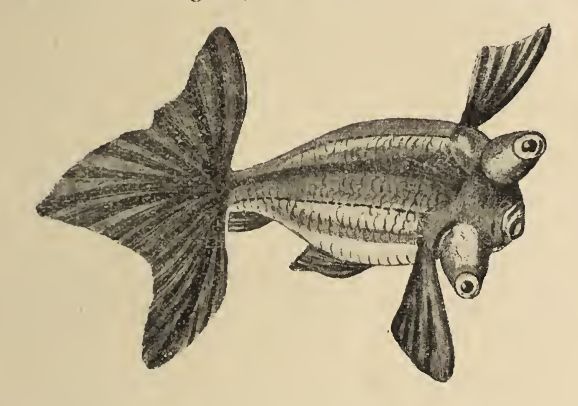


Fig. 39. — *Carassius auratus* dit télescope (exophtalmie, queue double, pas de nageoire dorsale) (d'après Günther).

mutation infixable; bien que ces races anormales soient élevées depuis des siècles en Extrême-Orient, avec une sélection rigoureuse des meilleurs individus, le caractère n'est pas fixé : deux Poissons, choisis parmi les exemplaires les mieux dotés au point de vue de l'anomalie caudale, ont une progéniture très variée, parmi laquelle il y a des individus qui atteignent ou dépassent l'anomalie parentale, d'autres qui restent inférieurs, d'autres enfin qui ont une nageoire caudale simple, tout à fait normale. De même, lorsqu'on croise deux Poissons à nageoire simple, mais provenant de la race en question, leur descendance renferme immanquablement des individus à queue double, parfois très développée, avec tous les degrés entre la normalité et cet état.

Le type extrême des mutations infixables est celui des

caractères transmissibles seulement à un très petit nombre de descendants (anomalie des nervures de l'aile chez le petit Diptère *Drosophila confusa*; peut être la surdi-mutité chez l'Homme). La sélection continue des individus les mieux dotés au point de vue de la mutation a pour effet d'accroître le pourcentage de transmission, mais seulement jusqu'à une certaine limite; la mutation elle-même peut progresser aussi dans le sens de la sélection, lentement et irrégulièrement, comme la nageoire caudale double des Poissons rouges, qui est assurément plus grande que celle du mutant primitif, et même devient parfois triple. Inversement, quand il n'y a pas de sélection, et que le mutant et ses descendants se croisent continûment avec des individus normaux, il semble, contrairement à ce qui se passe pour les mutations fixes et oscillantes, que le caractère anormal s'évanouit complètement.

Nous traiterons plus loin de l'origine des mutations lorsque nous saurons les séparer des fluctuations.

Bibliographie considérable et nombreux cas de caractères mendéliens : Bateson, *Mendel's principes of Heredity*, Cambridge, 1909. — Revue du sujet : Lang, Über Vererbungsversuche (*Verh. deutsch. Zool. Ges.*, 19n Versamml., 1909, 17). — Déterminants des Souris : Cuénot, Recherches sur l'hybridation (7th *Intern. Zool. Congress, Boston*, en 1907, 45). — Revue spéciale : *The Mendel Journal*, London, 1909. — Variation en général : Johannsen, *Die Elemente der exakten Erblichkeitslehre*, Iena, 1909.

LES DÉTERMINANTS DES CELLULES SEXUELLES SONT-ILS DES CORPS FIGURÉS ?

Dans un chapitre précédent, nous avons sommairemen défini la constitution cytologique des gamètes, après réduction numérique : noyau à N chromosomes et cytoplasme compliqué pour l'œuf, noyau à N chromosomes, coiffe céphalique, spermocentre et queue pour le spermatozoïde. D'autre part, nous avons vu que, malgré l'énorme différence de taille et de structure des deux gamètes, ils ont un égal pouvoir de trans-

mission pour les caractères par lesquels un individu diffère d'un autre individu de la même espèce : enfin, la constatation expérimentale de l'indépendance des caractères individuels et de leur disjonction dans la gamétogénèse nous a amenés à la conception des déterminants.

Il nous faut maintenant accorder l'observation et l'expérimentation et mettre en place les déterminants dans les cellules sexuelles ; nous touchons ici à l'un des points les plus délicats et les plus controversés de la Biologie, car, s'il y a bien une théorie cohérente qui relie convenablement tous les faits acquis, elle attend encore une démonstration convaincante et n'est pas sans soulever de graves difficultés ; on peut néanmoins l'exposer comme hypothèse de travail.

I. Les deux gamètes ont un égal pouvoir de transmission : en effet, si l'on croise une Souris grise et une albinos, le résultat est exactement le même si l'on prend le mâle dans l'une ou l'autre des deux races. Or, il y a dans l'œuf mûr et le spermatozoïde des corps qui sont rigoureusement égaux comme nombre, masse et composition, alors qu'il y a une inégalité flagrante entre toutes les autres parties[1] : ces corps symétriques sont les grains chromatiques des noyaux (fig. 40). Puisqu'il y a équivalence entre les gamètes, on peut penser que la chromatine est le substratum matériel des caractères transmissibles. Pour le démontrer, il faudrait féconder un œuf *anucléé* d'une mutation A (œuf qui aura perdu par hypothèse le substratum des caractères individuels de A) par un spermatozoïde d'une mutation B, dominée par A ; l'hybride, une fois développé, ne devrait pas présenter le caractère A, et en tout cas ne pourrait le transmettre à ses descendants. Cette expérience étant probablement impossible à réussir, c'est *uniquement* sur l'équivalence manifeste et universelle des chromosomes mâles et femelles que repose l'hypothèse de

1. C'est tout à fait évident pour les parties cytoplasmiques, y compris les mitochondries ou chondriosomes, grains colorables par un procédé électif, qui se rencontrent aussi bien dans l'œuf que dans le spermatozoïde, mais en quantité beaucoup moindre dans ce dernier.

la chromatine-substratum héréditaire ; dans cette théorie, l'ensemble des chromosomes représente donc l'ensemble des déterminants.

Remarquons en passant que cela n'est pas contradictoire avec le fait — possible et même probable — que les morphoplasmes de l'œuf jouent un rôle important, surtout au début du développement, dans la détermination des tissus et

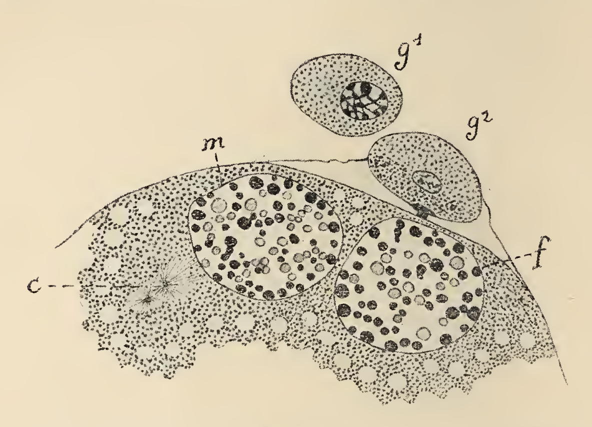


Fig. 40. — Œuf fécondé d'*Arion empiricorum*, montrant l'équivalence du noyau femelle (*f*) et du noyau mâle (*m*) ; g^1 et g^2, 1er et 2e globules polaires ; *c*, centres du premier fuseau de segmentation (d'après Lams, *Mém. Acad. roy. Belgique*, 2, 1910).

organes ; les morphoplasmes d'origine ovulaire, plus le noyau mixte de l'œuf fécondé, sont le potentiel nécessaire pour la genèse d'un individu, mais les traits particuliers par lesquels cet individu diffère d'un autre de même espèce seraient déterminés uniquement par la chromatine nucléaire.

II. Mais puisque les déterminants sont indépendants les uns des autres, il faut que chacun des N chromosomes d'un œuf mûr ou d'un spermatozoïde corresponde à un déterminant spécial, c'est-à-dire à une catégorie de caractères corrélatifs ; en d'autres termes, il doit y avoir une différence qualitative entre les divers chromosomes. Le fait est que souvent, mais pas toujours, ils présentent des différences de taille, de forme (fig. 42), voire de réactions colorantes, que l'on peut à

la rigueur interpréter comme les symptômes d'une différence intime.

Si cette hypothèse a quelque réalité, le nombre des catégories de déterminants ne pourrait en aucun cas dépasser celui des N chromosomes ; bien que jusqu'ici on ne connaisse pas d'exemple du contraire, il serait imprudent d'affirmer qu'il y a parité entre les deux nombres ; chez les Souris, où on connaît sûrement 6 catégories de déterminants et où on soupçonne l'existence d'une ou deux autres, il y a, paraît-il, 16 chromosomes dans les gamètes (Sobotta, *Anat. Hefte*, 35, 1907, 493), ce qui ne laisse qu'une marge assez mince pour les catégories encore inconnues.

III. Un gamète avec N chromosomes renferme un stock complet des déterminants de caractères individuels, et l'œuf fécondé avec ses 2 N chromosomes en renferme deux stocks complets ; or, nous savons qu'il se produit au cours de la formation des gamètes un phénomène de réduction numérique des chromosomes ; c'est à ce moment, forcément, que s'effectue ou se prépare la disjonction des déterminants, constatée expérimentalement. Mais nous savons encore que cette disjonction n'est nullement une coupure simple du lot des déterminants paternels d'avec le lot des déterminants maternels ; c'est plus compliqué et tout à fait sur le modèle de l'expérience suivante :

Soit 3 sacs numérotés 1, 2 et 3 ; le premier sac est rempli de jetons marqués W et de jetons, en nombre égal, marqués R (représentant le caractère maternel valse et le caractère paternel marche normale) ; le deuxième sac est rempli de jetons marqués N et J (pelage maternel brun et paternel jaune) ; le troisième sac est rempli de jetons P et U (panachure maternelle et robe uniforme paternelle). L'ensemble des sacs représente 3 catégories de caractères transmissibles, en relation avec 6 chromosomes de noyaux non réduits ; pour avoir les 3 chromosomes des gamètes, il faut prendre un seul jeton dans *chacun* des trois sacs ; chaque prise terminée réalise

toutes les combinaisons possibles de lettres (2^3), telles qu'on peut les prévoir par le calcul des probabilités. Le croisement réel entre les Souris montre que les gamètes sont constitués

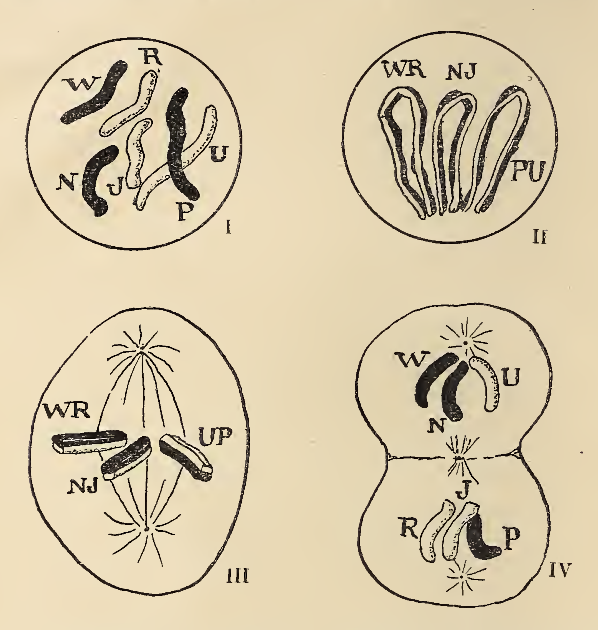


Fig. 41. — Schéma de la séparation qualitative des chromosomes : I, noyau de spermatogonie ou d'ovogonie montrant 6 chromosomes (2 N), dont 3 sont d'origine paternelle (R, J et U en blanc) et 3 d'origine maternelle (W, N et P en noir).
II, noyau au stade synapsis : accolement longitudinal des chromosomes homologues formant 3 bivalents.
III, la première mitose de maturation : les 3 bivalents sont disposés d'une façon quelconque à l'équateur du fuseau.
IV, fin de cette mitose ; les deux cellules-filles ont reçu chacune 3 chromosomes (N).

exactement comme les 8 lots de trois jetons ; le processus de la disjonction des déterminants-chromosomes, s'il est constatable, doit donc être d'accord avec l'expérience.

Or, on observe effectivement (fig. 41), au moment des phénomènes de maturation, des images compliquées auxquelles il est permis de donner des interprétations conformes à ce qu'exige la théorie, à la condition d'admettre que les divers chromosomes, par un phénomène cyclique inexpliqué, réap-

paraissent identiques à eux-mêmes après chacun de leurs évanouissements. Soit une cellule génitale, ovogonie ou spermatogonie ; elle renferme 2 N chromosomes dont la moitié proviennent lointainement du père, l'autre moitié de la mère. Après sa dernière division normale, et au début de la période de croissance, on observe un stade *synapsis*[1] ou de *syndèse*, où les chromosomes se rapprochent deux à deux, de façon à s'accoler, bout à bout suivant certains auteurs, longitudinalement suivant d'autres (télosynapsis ou parasynapsis) ; on suppose que chaque paire (chromosomes bivalents ou *gemini*) est formée par un chromosome maternel et un paternel, *homologues*, c'est-à dire porteurs de caractères allélomorphes ou identiques (Montgomery) ; cette interprétation ne s'impose que dans le cas de l'*Ascaris megalocephala univalens*, dont la cellule sexuelle (fig. 7, A) ne renferme que deux chromosomes dont l'un est forcément paternel et l'autre maternel. S'il s'agit d'un ovocyte, tout s'efface, les chromosomes se résolvent en grains, et l'ovocyte entre dans sa période de croissance ; s'il s'agit d'un spermatocyte, les chromosomes bivalents restent plus visibles, et on peut les suivre pendant les divisions de maturation. C'est au cours de celles ci que va se faire la séparation qualitative exigée par la théorie : lors de la prophase de la 1re division, les gemini réapparaissent au nombre de N, constitués par deux branches tantôt en forme de bâtons, tantôt en anneau, en croix ou en tétrades ; ils se placent au fuseau de telle façon que les branches sont superposées, chacune d'elles regardant un pôle différent ; on peut supposer que c'est tout à fait une affaire de chance que la partie paternelle de chaque gemini soit tournée vers un pôle ou vers l'autre. Lors de la division, les deux branches se séparent, et chaque spermatocyte ou ovocyte de 2e ordre reçoit N chromosomes monovalents, qui réalisent tous les mélanges possibles d'origine maternelle ou paternelle. Quant à la

1. De σύναψις, action de joindre (mot de Moore, 1896). Syndèse a été proposé par Häcker (1904) et vient de σύνδεσις, jonction.

2e division de maturation, c'est une mitose ordinaire qui n'a plus d'importance qualitative, chacun des N chromosomes se divisant longitudinalement.

Il y a d'autres interprétations analogues, qui diffèrent de celle-ci par l'époque de la réduction ; par exemple chez un Hémiptère (*Lygæus turcicus*) étudié par Wilson, il y a dans les spermatogonies et ovogonies 14 chromosomes, dont 2 (idiochromosomes) sont reconnaissables et peuvent être suivis :

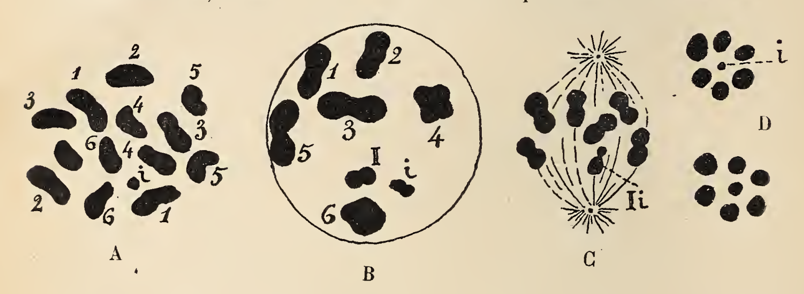


Fig. 42. — Figures réelles de la réduction chromatique chez *Lygæus turcicus* : A, chromosomes (2 N renfermant I et *i*) d'une spermatogonie ; B, noyau d'un spermatocyted e 1er ordre, à l'approche de la division, renfermant 6 gemini et 2 idiochromosomes encore séparés ; C, début de la mitose d'un spermatocyte de 2e ordre, montrant les gemini et les 2 idiochromosomes accolés, en place sur le fuseau ; D, noyaux des 2 spermatides provenant de cette division, renfermant l'un N chromosomes avec *i*, l'autre N chromosomes avec I (d'après E.-B. Wilson, *Journ. exp. Zool.*, 2, 1905).

un petit idiochromosome est d'origine paternelle et un gros d'origine maternelle. On constate que la séparation qualitative de ces 2 idiochromosomes, et sans doute aussi des autres chromosomes, a lieu lors de la seconde division de maturation (fig. 42).

Assurément, tout cela ne prouve pas que les chromosomes sont les déterminants des caractères individuels, mais il y a néanmoins des coïncidences curieuses entre les constatations cytologiques entremêlées d'hypothèses, il est vrai, et les exigences théoriques basées sur les expériences de croisements ; et il est juste d'ajouter que si l'on rejette la conception des chromosomes-déterminants, il n'y a aucune autre théorie d'ensemble à mettre à la place.

Partisans de la théorie des chromosomes-déterminants : Revue et bibliographie considérable dans Grégoire, Les cinèses de maturation dans les deux règnes (*La Cellule*, 26, 1910, 223). — Spillman, The nature of unit characters (*Amer. Natur.*, 43, 1909, 243). — Critique des opinions dans Godlewski (E.), *Das Vererbungproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet*, Leipzig, 1909. — Hertwig (O.), *Der Kampf um Kernfragen des Entwicklungs-und Vererbunglehre*, Iena, 1909. — Haecker, Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung (*Zeit. f. induktive Abstammung-u. Vererbungslehre*, 3, 1910, 181).

Opposants à cette théorie : Revue et bibliographie dans Fick, Vererbungsfragen, Reduktions-und Chromosomenhypothesen (*Ergebn. d. Anat. und Entwickel.*, XVI, 1906). — Meves, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen (*Arch. f. mikr. Anat.*, 72, 1908, 816).

LA FLUCTUATION (ÉTUDE EXPÉRIMENTALE)

Pour étudier les fluctuations qui peuvent affecter des caractères déterminés, il faut placer expérimentalement l'animal dans des conditions différentes de celles que l'on considère comme normales, dans les limites où il peut résister ; cette étude est donc limitée strictement aux effets produits *sur l'individu* par le changement des conditions de milieu. Il faut éviter de tomber dans l'erreur commune, qui établit sans preuves une relation simpliste entre les caractères des habitants d'un milieu donné et les conditions de ce milieu : il est possible que les animaux qui vivent dans les cavernes soient aveugles par l'effet du manque de lumière, mais il est possible aussi qu'ils soient entrés dans les cavernes parce que, déjà aveugles, ils recherchaient l'obscurité. Les caractères descriptifs très fluctuants qui présentent un état particulier en relation avec des conditions de milieu peuvent être appelés *choromorphiques* (de χῶρος, contrée).

Effet de l'enlèvement de la coquille chez les Pagures[1]. — Przibram a délogé des Pagures de leur coquille et les a con-

1. Przibram, Differenzierung des Abdomens enthäuster Einsiedlerkrebse (Paguridæ) (*Arch. f. Entwicklm.*, 23, 1907, 579).

servés ainsi pendant quelques mois, l'abdomen, jusque-là abrité, étant exposé à l'action de l'eau aérée et de la lumière ; après la première mue, l'abdomen montra des changements notables : il était un peu raccourci et aplati, son tégument plus résistant et plus pigmenté montrait une segmentation visible. Le logement dans des coquilles donne donc aux Pagures un certain nombre de caractères choromorphiques, le manque d'oxygène et la pression de la coquille, facteurs principaux, déterminant une sorte d'œdème de la région abdominale. Le *Birgus latro* des îles du Pacifique, Pagurien qui marche l'abdomen à nu, mais qui descend sûrement de Pagures à coquille, nous montre à l'état de nature le résultat de la vie sans abri.

Effet de l'eau agitée sur les animaux fixés[1]. — Chez les Hydraires, les formes d'eau calme sont plus régulièrement ramifiées que les colonies de même espèce, mais qui vivent dans l'eau agitée ; ces dernières sont plus touffues, et émettent de nombreux stolons, plus ou moins stériles (rhizomanie), qui peuvent se couvrir de bourgeons lorsqu'on les transporte en eau calme. Hallez, en plaçant une colonie de *Bougainvillia ramosa* (eau calme) dans le remous produit par le jet d'eau alimentant l'aquarium, a pu en peu de temps obtenir une forme d'eau agitée (*B. fruticosa*) que l'on a cru parfois distincte spécifiquement de la première. Une colonie de *Bugula*, soumise pendant 20 jours à une rotation de 100 tours par minute, a présenté sur toute la longueur de la face dorsale de nombreuses touffes de racines qui, normalement, n'existent qu'à la base de la colonie.

La plupart des Madrépores de récifs se modifient extrêmement suivant les conditions mécaniques du milieu ; ils ont une forme d'eau calme, à branches longues et grêles, délica-

1. Hallez, Bougainvillia fruticosa est le facies d'eau agitée du Bougainvillia ramosa (*Comptes rendus Acad. Sc.*, 140, 1905, 457). — Rhéotropisme de quelques Hydroïdes monosiphonés et des Bugula (*id.*, 141, 1905, 840).

tement ramifiées, et une forme d'eau agitée, plus arrondie et plus aplatie, les calices à paroi plus épaisse tendant à affleurer à la surface ; les Porites et les Astrées ont des colonies massives, bien adaptées à l'habitat dans l'eau agitée.

Effets de l'alimentation sur le tube digestif[1]. — L'intestin est un organe sujet à de grandes variations de longueur et de forme, chaque espèce ayant une longueur moyenne à peu près fixe. L'anatomie comparée montre que dans une même classe de Vertébrés, ceux qui se nourrissent de végétaux ont un intestin plus long que les carnivores ; il en est encore ainsi chez un même individu qui change de régime au cours de sa vie : la Grenouille, omnivore dans le jeune âge, carnivore à l'état adulte, a un intestin d'abord très long quand elle est sous la forme têtard, et ensuite très court.

On peut se demander quelle est la part qui revient, dans ces variations de dimensions, à l'influence directe des aliments ; pour la mettre en évidence, on a alimenté des Vertébrés qui s'y prêtent avec des nourritures variées, plus spécialisées que leur régime habituel ; l'expérience montre qu'effectivement la morphologie de l'intestin est capable d'une certaine fluctuation, mais que l'influence des aliments est complexe, à la fois mécanique et chimique, et varie suivant les espèces.

I. Des Rats furent divisés en trois lots : les uns eurent un régime carné (viande de Cheval), les seconds un régime végétal (légumes divers), et les derniers seulement du lait. Les intestins furent examinés après plusieurs mois d'expérience : le régime carné avait produit un allongement notable de l'intestin grêle, tandis que le gros intestin subissait une assez forte réduction ; le régime lacté avait amené une notable diminution de surface de l'intestin, par réduction à la fois de

1. Houssay, Variations expérimentales (*Arch. Zool. exp.*, 4e sér., 6, 1907, 1 5). — Bibliographie complète au point de vue mécanique dans Revilliod, Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif (*Revue Suisse Zool.*, 16, 1908, 241). — Schepelmann, Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans (*Arch. f. Entwicklm.*, 23, 1907, 183).

la longueur et du diamètre; et enfin, le régime végétal n'avait guère modifié que le gros intestin dont l'allongement fut très marqué.

II. On peut aussi se servir de Poules, animaux omnivores qui mangent à la fois des grains, du pain, de la viande et des Insectes; si on leur donne uniquement de la viande, les expériences ne peuvent être poursuivies au delà d'un certain nombre de générations, les animaux devenant stériles ou malades par suite du changement considérable de leur chimisme. Néanmoins, on peut mettre en évidence des changements notables, attribuables au changement d'excitation fonctionnelle : chez des Poules rendues exclusivement carnivores, Houssay (1907) a observé une réduction des cæcums, du jabot, du gésier, un amollissement considérable du revêtement corné du gésier, un raccourcissement de l'intestin, de légères modifications dans la forme du bec qui prend un peu l'aspect de celui d'un carnassier (parce que la Poule cessant de picorer, son bec ne s'use plus par le bout, et par suite s'allonge et s'infléchit), et dans les pattes, dont les ongles deviennent un peu plus longs et un peu plus tranchants (parce que la Poule carnivore ne gratte plus incessamment). Houssay a noté le fait curieux d'une évolution dans l'intestin et les appétits, après quelques générations de nourriture exclusivement carnée; un Coq de 5e génération carnivore refusa le régime végétal (pain et salade); d'autres se décidèrent à manger du pain qui leur était laissé pour toute nourriture, mais au bout de huit jours, ils refusèrent à nouveau l'aliment.

III. Enfin des larves de Grenouilles nourries avec des viandes variées ont un intestin plus court que celles qui reçoivent une nourriture végétale ou mixte, plus encombrante.

Effets généraux de l'alimentation [1]. — Une nourriture abon-

1. *Traités de Zootechnie générale* de Cornevin (Paris, 1891), Diffloth (Paris, 1909). — Dumont, Nouvelles observations sur la Teigne de l'Olivier (Prays oleæ) (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 148, 1909, 1408). — De Varigny (Quelques influences des aliments, *Feuilleton du Temps*, 14 janvier 1899).

Action sur les couleurs : Pictet, Des variations des Papillons provenant

dante et riche en principes assimilables a une influence certaine sur la fécondité, sur la puissance de travail et l'énergie nerveuse (nourriture spéciale des Chevaux de course), et la connaissance des nourritures adéquates à chaque race pour le service spécial qu'on lui demande est une des bases de la science de l'élevage. L'alimentation intensive et sans arrêt pendant l'hiver contribue à la *précocité* des Bœufs : l'évolution dentaire est activée et se termine en trois ans au lieu de cinq; l'ossature se réduit en dimensions, mais le poids des os augmente; la soudure des épiphyses s'effectue plus hâtivement, ce qui entraîne une diminution de la taille; la peau est plus mince, les poils plus souples et le cornage a une tendance à diminuer. L'abondante nourriture a aussi un effet extraordinaire sur la fécondité des Oiseaux domestiques : le Canard (*Anas boschas*) pond à l'état sauvage de 12 à 18 œufs, tandis qu'en captivité, convenablement traité, il peut en pondre de 80 à 100 (à condition d'enlever les œufs après la ponte); ce qui ne l'empêche pas, en peu de générations, de devenir grand et lourd au point de perdre la faculté de voler; la Poule et l'Autruche domestiques sont aussi bien plus féconds qu'à l'état de nature.

Une nourriture insuffisante ou pauvre en principes nécessaires produit un rabougrissement; c'est peut-être pour cette raison que la race bovine grise des plateaux granitiques de la Turquie d'Asie et des Balkans de Roumélie est de taille inférieure et de cornage moins fort que celle des steppes hongroises, mieux nourrie; le Cerf de Corse, qui n'a guère que la moitié de la hauteur des Cerfs ordinaires, avec un corps trapu et des jambes courtes, doit probablement ces caractères à la qualité et à la quantité de nourriture, car

des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité (6e *Congr. intern. Zool.*, *Berne*, 1904, 498). — Poulton, The experimental proof that the colours of certain Lepidopterous larvæ are largely due to modified plant pigments, etc. (*Proc. R. Soc. London*, 54, 1893, 417). — Sauermann. Über die Wirkung organischer Farbstoffe auf das Gefieder der Vögel bei stomachaler Darreichung (*Arch. f. Physiol.*, 1889, 543).

Buffon (*Hist. Nat.*, XII, 412), ayant fait élever un de ces Cerfs en le nourrissant largement pendant quatre ans, l'a vu devenir plus haut et plus gros que les vieux Cerfs de France. On diminue de moitié et plus la taille des Papillons et des Mouches en nourrissant maigrement leurs larves, ou, ce qui revient au même, en abrégeant la période larvaire par l'élévation de la température; chez quelques Insectes, la nourriture insuffisante, au lieu de provoquer le nanisme, allonge la période larvaire; ainsi, les chenilles de la Teigne de l'Olivier (*Prays oleæ*) mettent 290 jours environ à parfaire leur évolution larvaire lorsqu'elles se nourrissent exclusivement de feuilles, et seulement 55 jours lorsqu'elles vivent dans le pédicule et l'amande de l'olive, plus nutritifs (Dumont, 1909).

La nature chimique des aliments a une influence considérable et insoupçonnable : la saveur spéciale de la viande des Moutons engraissés au voisinage de la mer, tient soit aux sels des prés salés, soit aux plantes particulières qui y prospèrent; elle se rencontre dans les diverses races (leicester, southdown, etc.) élevées dans ces conditions. Les populations tartares qui habituellement se nourrissent de viande de Cheval sont, paraît-il, hypersensibles à l'action du sérum antidiphtérique préparé avec le Cheval; de même les Cobayes nourris avec de la viande de Cheval sont très sensibles à l'action du sérum équin. Qui sait ce qui revient dans le caractère particulier de chaque peuple à l'influence individuelle exercée par la nourriture et la boisson nationales?

Parfois des aliments ont une action élective curieuse : Bordage rapporte que les Chevaux et les Porcs qui mangent les feuilles et les graines d'une Mimosée de l'Amérique tropicale (*Leucæna glauca*), se dépouillent de leurs poils, tout en restant bien portants; pendant qu'en Virginie, les Porcs blancs (mais non les noirs) qui se nourrissent de la racine d'une Amaryllidée (*Lachnanthes tinctoria*) ont les os colorés en rouge et perdent leurs sabots.

Un effet intéressant de l'alimentation est son action sur les

couleurs des animaux : les chenilles qui, au lieu d'être localisées sur une plante précise, sont polyphages et mangent des feuilles de plantes parfois fort différentes, en fournissent beaucoup d'exemples : les chenilles de *Saturnia pavonia* deviennent brunes lorsqu'elles sont nourries avec des feuilles de Pivoine, et d'un vert très vif avec du Chêne; les chenilles de *Lasiocampa quercus* élevées avec du Laurier-cerise acquièrent, au bout d'une huitaine, un losange blanc sur la face dorsale de chaque anneau. En donnant des nourritures anormales à des chenilles, on provoque chez les Papillons qui en sortent l'apparition de fluctuations, soit dans le sens de l'albinisme (défaut de développement des pigments, accompagné de nanisme chez *Ocneria dispar* élevé avec du Noyer), soit dans celui du mélanisme (*Ocneria dispar* élevé avec *Taraxacum*).

Nanisme expérimental[1]. — La taille, indépendamment de ses variations mutatives, évidentes chez l'Homme et les animaux domestiques, est un des caractères les plus fluctuants qui soient, surtout chez les animaux inférieurs dont le cycle est parcouru dans l'espace d'une année, et qui traduisent sans compensation possible l'effet des bonnes ou mauvaises conditions de nourriture, salinité, température, etc., qu'ils ont rencontrées; il peut y avoir dans les dimensions linéaires des différences dans le rapport de 1 à 6 (*Doris* et autres Gastropodes nus), de 1 à 25 pour des fossiles marins du calcaire dévonien de Tully (près New-York), dont les espèces ne dépassent guère [illegible] millimètres de diamètre; on connaît ainsi un certain nombre de faunes naines dont l'état peut être souvent rattaché à une condition défavorable du milieu. Chez les nains, les organes génitaux peuvent évoluer normalement, si bien

1. Limnées : Bibliographie complète des travaux de Semper, Whitfield, Willem, de Varigny, dans Colton, Some effects of environment on the growth of Lymnea columella Say (*Proced. Acad. Natur. Sc. Philadelphia*, 60, 1909, 410). — Legendre, Recherches sur le nanisme expérimental (*Arch. Zool. exp.*, 4e série, 8, 1908, LXXVII).
Faunes naines : Shimer, Dwarf faunas (*Amer. Natur.*, 42, 1908, 472).

qu'ils reproduisent à la même époque que les formes maximales; ils peuvent présenter des caractères séniles qui contrastent avec leur petite taille, ou au contraire garder des caractères de jeunesse qui ont disparu habituellement chez les animaux à maturité sexuelle.

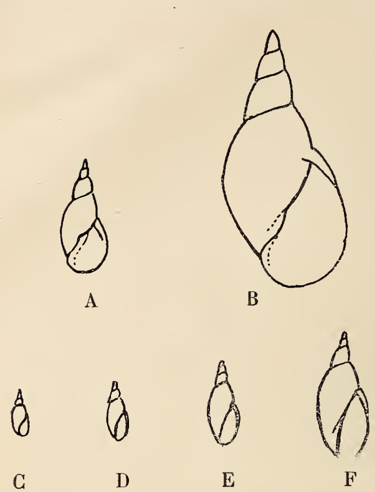


Fig. 43. — Influence de l'espace sur la taille de *Limnea stagnalis :* A, Limnée ayant vécu pendant 79 jours dans un tube, qui était suspendu dans un grand aquarium, où vivait la Limnée B (d'après de Varigny, *Journ. Anat. Phys.*, 30, 1894).
C à F, quatre Limnées de même âge (65 jours) provenant d'une même ponte, mais élevées dans un volume d'eau croissant : C (100 cm³); D (250 cm³); E (600 cm³); F (2 000 cm³) (d'après Semper, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere,* Leipzig. 1880).

Le nanisme expérimental a été très étudié chez les Limnées (fig. 43): de jeunes Limnées provenant d'une même ponte sont placées en nombre égal dans des volumes d'eau très différents : constamment ce sont celles qui sont logées dans le plus grand volume qui acquièrent les plus grandes dimensions; de même, si deux vases de volumes égaux reçoivent un nombre différent de Limnées, c'est dans le vase encombré que les Limnées restent les plus petites. Le déterminisme est sans doute complexe : la croissance est en rapport avec la quantité de nourriture (algues) et d'oxygène, avec l'exercice pris par les Mollusques, avec la température, tous facteurs qui varient avec le volume d'eau, peut-être aussi avec les excréta rejetés dans l'aquarium.

Fluctuations de la peau et des poils. — Le froid et le chaud ont une action non douteuse sur la peau des Mammifères; l'existence des Bovidés à l'air libre épaissit le cuir, par

exemple ; on sait que les Mammifères à poil ras des régions tropicales qu'on voit dans les ménageries, acquièrent pendant l'hiver une bourre laïneuse, pendant que nos animaux indigènes prennent une épaisse fourrure; inversement, un climat chaud prédispose à la perte des poils (Chevaux et Chiens).

La texture et certains caractères de la laine, qui ont une importance pratique en industrie, dépendent de la race, de la santé de l'animal et aussi des conditions ambiantes : Brewer (cité par Cope, *The primary factors of organic Evolution*, Chicago, 1904, p. 435) rapporte qu'il possède de la laine venant des mêmes individus, mais pâturant dans deux stations différentes, d'abord dans une région de l'Ohio, déjà notée pour la bonne qualité de la laine, et ensuite dans une région du Texas, à sol alcalin : or, les deux laines, affectées par des conditions de milieu très dissemblables, se comportent d'une façon tout à fait différente vis-à-vis des teintures. Peut-être faut-il regarder comme purement choromorphiques les caractères laineux du Mouton touareg, qui a un poil raide analogue à celui de la Chèvre, mais plus court ; il est certain, en tous cas, que la laine des Moutons d'Europe, introduits au Sénégal pour les substituer aux Moutons à poils, a perdu rapidement sa valeur marchande.

Effets de la lumière et de la température sur les couleurs[1]. — La lumière a sur les couleurs des animaux une influence très variable; souvent elle agit comme un excitant auquel l'organisme répond en produisant du pigment à la place éclairée, comme dans l'expérience classique du Protée : dans l'obscurité absolue des grottes de la Carniole, il est d'un blanc rosé (couleur du sang vu par transparence à travers la peau opa-

1. A. Forel, Zur Farbenbildung der Raupe der Saturnia carpini (*Biol. Centralb.*, 28, 1908, 447). — Kammerer, Künstlicher Melanismus bei Eidechsen (*Zentralb. für Physiol.*, 20, 1906, 261). — List, Die Mytiliden (*Faune de Naples*, 1902, p. 150). — Payne, Forty-nine generations in the dark (*Biol. Bull.*, 18, 1910, 188). — Weindl, Pigmententstehung auf Grund vorgebildeter Tyrosinasen (*Arch. f. Entwicklm.*, 23, 1907, 632).

line); transporté en aquarium et exposé à la lumière diffuse, il présente au bout de quelques mois un noircissement plus ou moins marqué suivant les individus, dû à l'apparition dans la peau de nombreuses cellules pigmentaires. Mais, inversement, on connaît des exemples d'animaux incolores, cantonnés habituellement dans l'obscurité (le Poisson *Amblyopsis spelæus,* les Crustacés *Asellus* et *Niphargus*), qui ne se pigmentent nullement lorsqu'ils vivent en lumière diffuse, soit à l'état de nature, soit en aquarium.

List a examiné des *Mytilus* qui vivaient dans l'obscurité complète des réserves souterraines de la Station zoologique de Naples ou dans des grottes sous-marines, et a constaté que leurs téguments étaient incolores ou faiblement teintés, alors que les parties correspondantes de Moules de même espèce, vivant en pleine lumière, étaient fortement pigmentées. Mais il est bien des pigments à l'origine desquels la lumière ne participe aucunement et qui se développent tout aussi bien à l'obscurité complète (Limaces des caves et galeries de mines, nombreux habitants des conduites d'eau, larves de Grenouilles et de Tritons élevées à l'obscurité par Higginbottom et Semper, Diptère *Drosophila* élevé à l'obscurité pendant 49 générations par Payne) ; de même, tandis que les chenilles de *Saturnia carpini* élevées en pleine lumière, sont vertes avec grains jaunes sur les anneaux, celles qui sont tenues à l'obscurité acquièrent toutes, sans exception, des anneaux noirs plus ou moins larges (Forel). Il n'y a donc pas de généralisation possible.

Il y a peu d'expériences touchant l'action directe de la température : je citerai seulement l'observation de Kammerer, qui maintint pendant un an à 37° des *Lacerta muralis* provenant des environs de Wien ; ces Lézards devinrent complètement noirs, comme une variété naturelle que l'on trouve au lac de Garde.

Je laisse de côté, à dessein, les actions *temporaires* produites par les lumières colorées et les changements de tempé-

rature sur les animaux sensibles (Caméléon, Batraciens, Poissons, Crustacés, pupes d'Insectes) ; nous les retrouverons au Chapitre de l'Homochromie.

Les fluctuations des couleurs des Insectes sous l'influence de la température et de l'humidité[1]. — Les couleurs des Insectes adultes se forment, par des processus chimiques variés, durant cette période de repos (stade de pupe) qui suit le développement larvaire ; en faisant agir sur ce stade sensible différents facteurs externes, on provoque chez certaines espèces des fluctuations plus ou moins étendues des marques et du coloris des adultes, qui présentent l'intérêt de reproduire souvent des variations observées à l'état de nature (aberrations accidentelles, races géographiques, dimorphisme saisonnier).

Des pupes fraîches de *Vanessa urticæ* sont soumises pendant un temps variable à une basse température (par exemple de 0 à +5°), ou à une température élevée (35 à 42°) : par le premier procédé, Standfuss obtient une variété plus assombrie que le type, ressemblant à la forme *polaris* (Norvège, Laponie), et par le second, une variété rouge plus vif, avec les deux taches noires de l'aile antérieure très réduites, ressemblant aux formes méridionales, *ichnusa* de Corse et Sardaigne et *turcica* d'Arménie. En réalité, le froid et le chaud n'ont pas d'action spécifique ; ils agissent en accélérant ou en retardant les processus formatifs des couleurs et en modifiant la durée du stade pupe ; un arrêt analogue de développement peut également être produit par la narcotisation et la centrifugation ; ainsi, toutes les variétés caractéristiques froides, notamment la variété *polaris*, ont été obtenues par l'action d'une chaleur de 36° à 41° (Fischer) ; de même une forte humidité agissant pendant 36 à 48 heures sur la chenille en train de s'enpuper,

1. Bibliographie complète des effets de la température dans Bachmetjew, Experimentelle entomologische Studien, 2 vol., Sophia, 1895. — Revue de Mme von Linden, dans *Zool. Centralblatt*, 9, 1902, 581. — Kosminsky, Einwirkung äusserer Einflüsse auf Schmetterlinge (*Zool. Jahrb. Syst*, 27, 1909, 361). — E. Fischer, Zur Physiologie der Aberrationen-und Varietäten-Bildung der Schmetterlinge (*Arch. f. Rassen-und Ges.-Biol.*, 4, 1907, 761).

a donné une fluctuation ressemblant à *polaris*. Enfin quelques aberrations ont été obtenues identiques par l'action d'un grand froid (—4° à —20°) et d'une haute température (42° à 46°). Il faut noter qu'il y a des différences individuelles considérables, et que chaque expérience fournit des formes variées, intermédiaires entre le type et le fluctuant extrême ; cela tient probablement à ce que l'on opère sur un matériel hétérogène, présentant des différences germinales insoupçonnées qui se traduisent par une réaction plus ou moins forte au stimulus appliqué ; il y a souvent aussi des fluctuations dans le nombre et les dimensions des écailles.

Ces expériences expliquent l'origine et la valeur de beaucoup d'aberrations accidentelles ; dans la nature, des pupes fraîches d'espèces sensibles peuvent être, dans certaines situations, insolées fortement ou bien soumises à l'action de nuits glaciales, du froid de l'hiver, de l'humidité automnale. Elles montrent la part qui revient au climat dans les caractères des races géographiques.

Par exemple, des larves de *Papilio Machaon* provenant de Zürich furent soumises pendant le stade de pupe, les unes à l'action d'un réfrigérant, les autres à une température de 37° ; ces dernières donnèrent des Papillons rappelant par leurs marques et l'indentation des ailes les *Machaon* qui volent au mois d'août aux environs d'Antioche et de Jérusalem ; les premières, au contraire, donnèrent des imagos ressemblant à la forme printanière (pupes ayant hiverné) de Suisse et d'Allemagne. Enfin Weismann, soumettant les pupes de *Chrysophanus phlæas* (génération d'été) à une haute température (27 à 38°), a obtenu des Papillons un peu plus noirs que la forme allemande commune, et parmi eux la variété *eleus* semblable aux *eleus* mélaniques qui sont communs dans la génération d'été des *phlæas* de Naples, Grèce et Corse.

Changements saisonniers[1]. — Nous avons vu au chapitre de

1. Mammifères et Oiseaux : Nelson, The Rabbits of North America

l'Ontogénèse que la marche du développement était exactement conditionnée par des facteurs internes (organisation spécifique du germe) et des facteurs externes (milieu) ; c'est aussi vrai pour l'ontogénèse proprement dite que pour les changements dits saisonniers que présentent beaucoup d'animaux, changements qui peuvent porter soit sur le simple aspect et les couleurs, soit sur le ralentissement de la vie (hibernation des Marmottes, estivation des Tanrecs), soit encore sur le mode de reproduction. Lorsqu'on modifie un ou plusieurs facteurs du milieu, on provoque une altération plus ou moins forte du cycle habituel.

I. Mammifères et Oiseaux : Un certain nombre de Mammifères présentent suivant les saisons un notable changement de couleur ; par exemple la Belette (*Mustela vulgaris*), brune en été, blanc brunâtre en hiver, le *Sciurus vulgaris*, roux ou noir en été. plus ou moins gris en hiver (Suisse), gris tiqueté de blanc en Scandinavie et Laponie, parfaitement blanc dans l'extrême nord de la Sibérie, le Lièvre des Alpes (*Lepus varronis*), d'un gris brun en été, parfaitement blanc en hiver, sauf le bout des oreilles qui reste noir, l'Hermine (*Putorius ermineus*), d'un brun roux en été, et en hiver parfaitement blanche, sauf le bout noir de la queue, les Lemmings, etc. Le procédé du changement de couleur varie suivant les saisons (Hermine, Lièvres) : au printemps, les poils blancs tombent graduellement et sont remplacés par des poils bruns ; en hiver, il y a décoloration des poils d'été par phagocytose du pigment ; sans aucun doute, un certain abaissement de la température

(*N. America Fauna*), 1909. — Trouessart, Sur la décoloration hivernale du pelage des Mammifères (*C. R. Soc. Biol. Paris*, 58, 1906, 271). — Beebe, Preliminary report on an investigation of the seasonal changes of color in Birds (*Amer. Natur.*, 42, 1908, 34).

Vanessa : Weismann. Neue Versuche zur Saison-dimorphismus der Schmetterlinge (*Zool. Jahrb. Syst.*, 8. 1895, 611). — Eimer, *Orthogenesis der Schmetterlinge* Leipzig, 1897, p. 414.

Bibliographie des changements saisonniers chez les animaux aquatiques : Oswald (W.), Experimentelle Untersuchungen über den Saison-polymorphismus bei Daphniden (*Arch. f. Entwicklm.*, 18, 1904. 415). — Steuer. *Planktonkunde*, Leipzig, 1910.

est une cause déterminante du blanchiment, et il est possible qu'il n'y ait pas de différences germinales entre les Hermines d'Italie et d'Algérie qui ne changent pas de robe suivant les saisons, celles du sud de l'Angleterre qui pâlissent seulement en hiver et ne deviennent blanches que très rarement, et celles de l'Écosse et de l'Europe centrale et arctique qui présentent le blanchiment complet. De même le Lièvre variable (*Lepus timidus*) du nord de l'Europe reste blanc plus ou moins longtemps suivant la latitude : 8 à 9 mois en Norvège, 10 mois en Laponie, toute l'année au nord du Grönland et de la terre d'Ellesmere, tandis qu'en Irlande, il peut ne pas blanchir du tout. Enfin, les Oiseaux du groupe des Lagopèdes présentent encore des différences parallèles : les *Lagopus* des régions septentrionales de l'Eurasie et d'Amérique et des hautes montagnes, deviennent entièrement blancs en hiver, sauf quelques plumes, par une mue des plumes jadis brunes ou noires, tandis que le *Lagopus scoticus* des Iles Britanniques, où le climat est moins rude, ne revêt jamais le plumage blanc hivernal.

Pour l'hibernation des Marmottes, les causes déterminantes sont la réplétion graisseuse et le froid ; il paraît prouvé que des Marmottes et des Lérots captifs dans une chambre chaude sont aussi actifs l'hiver que l'été.

Il semble bien que le changement saisonnier est en rapport avec un facteur externe, mais l'organisme est tel, comme en équilibre instable, qu'il suffit d'un rien pour déclancher le mécanisme préparé : J. Ross cite le cas d'un Lemming de la baie d'Hudson qui, tenu longtemps au chaud, avait gardé en hiver son pelage d'été, mais qui, exposé au froid, prit en une semaine la robe blanche hivernale. L'observation de Beebe (1908) sur les Tanagras des États-Unis, parle dans le même sens : le *Piranga erythromelas* mâle a au printemps et en été un plumage nuptial écarlate, qu'il perd à la première mue pour prendre la livrée vert olive d'hiver se rapprochant du plumage de la femelle ; au printemps, le vert-olive fait place à la robe écarlate (à noter que *Piranga rubra* reste écarlate

pendant toutes les saisons); or, en gardant les *Piranga* écarlates au repos, gras et bien nourris, on peut leur éviter le changement en vert olive, mais un soudain écart de la température en plus ou en moins amène le déclanchement subit; les Oiseaux maigrissent et muent en vert olive. Les *Piranga* que l'on a maintenus écarlates au-delà de la période instable muent au printemps, mais pour reprendre une livrée écarlate.

II. Papillons: La *Vanessa prorsa-levana,* des bois humides de France et d'Allemagne, est un des plus beaux exemples

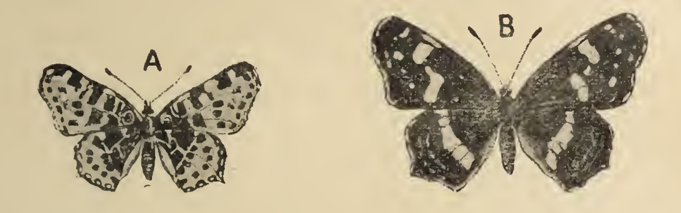


Fig. 44. — A, *Vanessa levana* (forme de printemps); B, *Vanessa prorsa* (forme d'été).

connus de dimorphisme saisonnier (fig. 44); les pupes qui ont hiverné donnent en avril et mai le papillon *levana*, d'un fauve doré avec taches noires; les chenilles issues de la ponte de *levana* vivent en juin-juillet sur l'Ortie, s'enpupent et donnent en juillet-août le papillon *prorsa*, tout différent du premier, à bandes blanches sur fond brun noir. Les chenilles issues de la ponte de *prorsa* vivent en août-septembre et s'enpupent pour hiverner. On trouve parfois en été une variété *porima*, intermédiaire entre *levana* et *prorsa*, les bandes blanches de ce dernier étant brun clair. Il paraît qu'en Sibérie, où il n'y a qu'une génération annuelle, il n'existe que la forme *levana*; la seconde génération *prorsa* n'apparaît qu'à Vladivostok.

Bien qu'on ne connaisse pas parfaitement le déterminisme du polymorphisme, il n'est pas douteux qu'il est en rapport avec l'action de la chaleur et de la sécheresse sur les chrysalides; en effet, les *prorsa* bien noirs ne se voient que dans les

années sèches et chaudes ; lorsqu'on maintient artificiellement à une basse température (23 jours à 2°) des pupes d'où devraient sortir des *prorsa*, ou bien lorsque l'été est froid et pluvieux, on observe tous les intermédiaires entre *prorsa* et *levana*, en passant par *porima*. Quant à la génération issue de *prorsa*, si les chrysalides sont maintenues artificiellement à la chaleur et éclosent à l'automne (ce qui arrive parfois dans la nature), elle est encore constituée par des *prorsa*, avec quelques *porima*, mais les chrysalides de la même génération qui résistent à l'action de la chaleur et hivernent par suite de la lenteur de leur évolution, ne donnent que des *levana*.

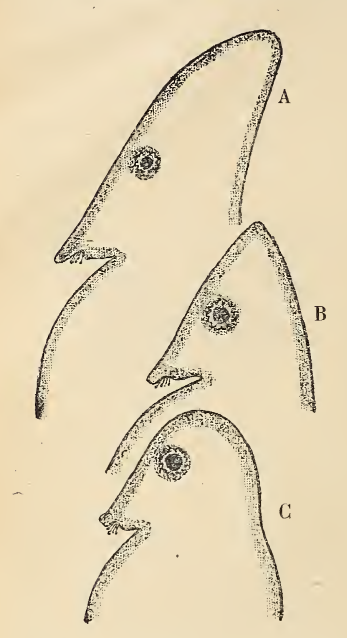


Fig. 45. — *Daphnia longispina* du lac de Plön : A, forme de la tête pendant l'été ; B, tête de l'automne jusqu'en décembre ; C, tête entièrement arrondie pendant la période la plus froide de l'année (d'après Zacharias, *Forschungsber. Biol. St. Plön*, 1894).

Il est probable que le dimorphisme de quelques Papillons tropicaux serait aussi modifiable expérimentalement, surtout par l'action de l'humidité, comme l'a fait Doherty pour le *Melanitis leda* (saison humide) -*ismene* (saison sèche) des Indes. Le dimorphisme atteint un haut degré chez les Nymphalides du genre *Precis*, notamment le *Precis octavia* du Transvaal, presque tout rouge dans la saison humide, qui a une forme noirâtre et bleu violacé pendant la saison sèche.

III. Rotifères, Cladocères: Quelques animaux inférieurs aquatiques, dont les générations se succèdent au cours de l'année, présentent un polymorphisme saisonnier qui est en

grande partie déterminé par la variation des conditions ambiantes ; ce phénomène est connu surtout chez le Flagellé *Ceratium*, et chez divers Rotifères et Cladocères : ainsi, le Rotifère *Anura cochlearis* est représenté en hiver par des individus de grande taille, à carapace épaisse, portant en avant et en arrière de très longues épines ; à mesure qu'on s'avance vers la saison chaude, les individus se rapprochent d'une forme de petite taille, à carapace mince, à épines courtes en avant et sans épine à l'arrière ; des œufs d'hiver sortiront à nouveau les grands *Anura* à piquants. Par contre un Cladocère (*Daphnia longispina*), à l'approche de l'hiver, montre une réduction de taille et de longueur des piquants et un raccourcissement de la tête (fig. 45). C'est bien la température qui agit sur un certain stade du développement ; en effet, W. Ostwald, en élevant dans de l'eau à 20° des femelles de *Daphnia* à tête raccourcie, obtient des jeunes à tête allongée, et inversement des femelles à tête allongée, maintenues dans de l'eau marquant de 0° à +5°, donnent des jeunes à tête raccourcie ; chez les individus élevés à la température de la chambre (de 8° à 18°), une partie des jeunes offre un état moyen.

Influence des conditions de milieu sur les cycles évolutifs[1]. —

1. Grenouille : O. Hertwig, Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana temporaria (*Arch. f. mikr. Anat.*, 51, 1898, 319). — Néoténie : Kollmann, L'hivernage des larves de Grenouilles et de Tritons d'Europe (*Rec. Zool. suisse*, 1, 1884, 75). — Bibliographie dans Westhoff, Geschlechtsreife Molchlarven (*Jahresb. d. Zool. Sekt. des Westfälisch. Prov.-Ver. f. Wiss., Münster*, 1894, 76). — Wolterstorff, Über die Neotenie der Batrachier (*Zool. Garten*, 37, 1896, 327).

Axolotl : Index assez complet des travaux de M. von Chauvin, Powers, Velasco, dans Wintrebert, Essai sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens (*Assoc. franç. Av. Sc. Reims*, 36e sess., 1908, 741) ; Sur la possibilité d'obtenir une forme intermédiaire entre l'Axolotl et l'Amblystome (*Ass. franç. Av. Sc., Clermont-Ferrand*, 37e sess., 1909, 562). — Voir aussi Vaillant (*C. R. Ac. Sc. Paris*, 89, 1879, 108) : Spengel (*Biol. Centr.*, 2, 1882, 80) ; Shufeldt (*Science*, 1885, 263) ; Gadow (Amphibia, *The Cambridge Nat. Hist.*, 1901).

Salamandra atra : Bibliographie complète dans Wunderer, Beiträge zur Biologie und Entwicklung des Alpensalamanders (*Zool. Jahrb. Syst.*, 28, 1909, 23).

Nematodes : Conte, Contributions à l'embryologie des Nématodes (*Ann. Univ. Lyon*, fasc. 8, 1902).

Anhydrobiose : Giard, De l'anhydrobiose ou ralentissement des phéno-

L'action du milieu est surtout manifeste chez les animaux tels que les Batraciens, les Insectes, les Échinodermes, dont le cycle évolutif comprend une phase larvaire, une période de

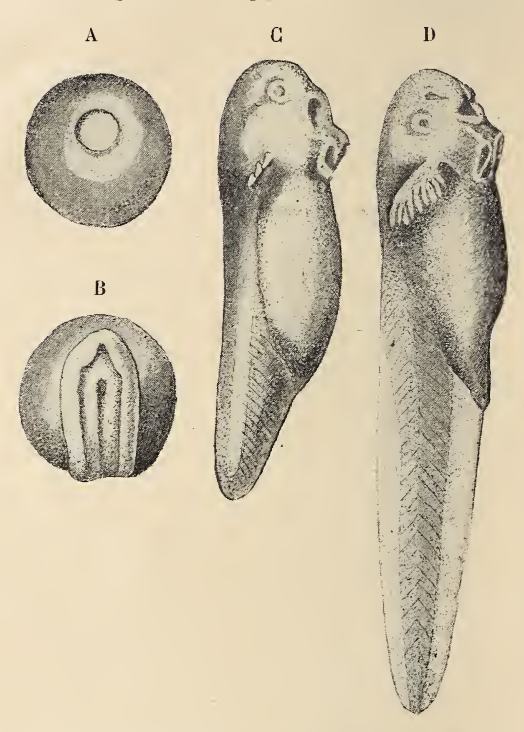


Fig. 46. — Embryons de *Rana temporaria*, âgés de 3 jours, qui depuis le moment de la fécondation se développent dans de l'eau à diverses températures : A, eau à 10° (stade gastrula avec blastopore arrondi) B, eau à 15° (plaque médullaire et bourrelets médullaires) ; C, eau à 20° (embryon avec petits bourgeons branchiaux) ; D, eau à 24° (embryon avec panaches branchiaux et longue queue) (d'après O. Hertwig, *Arch. f. mikr. Anat.*, 51, 1898).

métamorphose, et un adulte sexué très différent de la larve; le milieu peut exercer une action retardatrice ou accélératrice sur la durée des stades respectifs. Cela est surtout bien connu chez les Batraciens.

L'époque de ponte varie tout d'abord : en Allemagne et en

mènes vitaux sous l'influence de la déshydratation progressive (*C. R. Soc. Biol. Paris*, 46, 1894, 497) ; Sur l'éthologie des larves de Sciara medullaris Gd (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 134, 1902, 1179).

Angleterre, la Grenouille rousse (*Rana temporaria*) pond ses œufs soit à la fin de février, lorsque le mois est chaud, soit plus ordinairement en mars ; en Suisse, suivant la position géographique, la ponte s'étend du 26 février au 15 avril, tandis que sur les montagnes, elle est retardée jusqu'en juin, après la fonte des glaces. La durée de la segmentation et du développement embryonnaire est rigoureusement réglée par la température (fig. 46) : elle exige environ 6 jours à 20°, 10 jours à 15°, 21 jours à 10° ; à 5°, le développement commence très lentement et s'arrête ; enfin à 0°, il n'y a pas d'évolution. Cette influence accélératrice de la chaleur suit entre certaines limites la règle de Van t'Hoff pour les réactions chimiques, c'est-à-dire qu'une élévation de 10° double ou triple la rapidité de réaction.

La durée de la vie larvaire des Grenouilles (*Rana temporaria* et *esculenta*) est de 3 mois environ, dans des conditions optima de température et de nourriture ; mais il est facile, en élevant des têtards maigrement nourris dans de l'eau froide (+10°), de les maintenir sous cette forme pendant 1 an à 3 ans. Il est possible que ce soit l'action seule de ces facteurs externes, en l'absence de toute différence germinale, qui porte à 2 et même 3 ans la durée du stade têtard chez les *Rana temporaria* des régions alpestres ou des pays froids, et détermine l'hivernage des larves de *Triton alpestris*.

Chez les Batraciens urodèles, il est possible de provoquer la crise de transformation : il suffit de retirer d'une mare profonde des Tritons de toutes tailles et d'âge convenable, et de les transporter en aquarium pour qu'ils entrent très rapidement en métamorphose ; il semble bien que l'eau plus chaude et le jeûne forcé succédant à une alimentation abondante, sont les facteurs déterminants de la crise. Mais, par contre, on ne sait pas empêcher la métamorphose, bien que, à l'état de nature, on ait trouvé en différents endroits (Alpes, environs de Paris, etc.), des Tritons qui avaient gardé leurs branchies et autres caractères larvaires, mais avaient acquis

la taille adulte, des organes génitaux développés, et pondaient (*néoténie*)[1]. Il serait bien intéressant d'élever ces Tritons néoténiques pour voir si cette particularité, du reste fort rare, est liée à une condition particulière d'habitat et si elle est transmissible.

Le cas des Amblystomes américains n'est pas très différent; en 1863, on a introduit en Europe des larves branchifères d'une espèce mexicaine (*Amblystoma tigrina*) qui, dans leur pays d'origine, se métamorphosent couramment, comme nos Tritons, les conditions de milieu hâtant ou retardant la crise, qui peut être très tardive chez certaines races locales; or, en Europe, ces larves ou Axolotls grandissent sans se transformer, acquièrent des organes génitaux et reproduisent sous cette forme; la transformation en Amblystomes est rare et capricieuse, parfois même incomplète, et on ne sait pas la provoquer avec certitude; il paraît que les quelques individus qui deviennent Amblystomes et reproduisent comme tels ont une progéniture qui donne une plus grande proportion de métamorphoses. Il est probable que l'on a introduit en Europe une race particulièrement réfractaire, peut-être une sorte de mutation oscillante, dont seuls les termes extrêmes sont capables de transformation, surtout lorsqu'on les y incite par des conditions ambiantes favorisantes (aquariums avec très peu d'eau et des abris à sec, comme dans les expériences de M. von Chauvin). Wintrebert a même pu arrêter une métamorphose à mi-chemin en replaçant dans l'eau un individu qui avait commencé à se transformer à l'air sec et qui est ainsi resté un demi-Amblystome.

On a cru pendant longtemps, sur la foi d'expériences insuffisantes, que cette transformation des Axolotls était une sorte d'auto-régulation facultative en rapport avec la respiration : quand l'animal était dans une lagune dont l'eau s'évaporait, il se métamorphosait et devenait un Amblystome capable de

1. Mot de Kollmann (1884), de νέος, jeune, et τείνω, je prolonge.

mener la vie terrestre; quand l'eau était profonde et permanente, il restait Axolotl et continuait à mener la vie aquatique. Mais ce n'est certainement pas exact : au Mexique et dans les aquariums d'Europe, la transformation peut débuter sans que l'animal quitte l'eau profonde, tandis que les Axolotls réfractaires, placés dans très peu d'eau, presque à sec, refusent absolument de se transformer.

Le cas des *Salamandra atra* et *maculosa*, bien étudié par

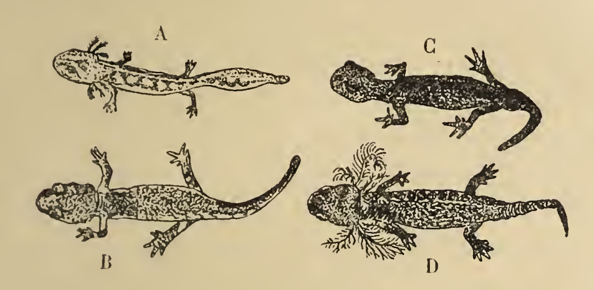


Fig. 47. — A, Larve nouveau-née normale de *Salamandra maculosa*, déposée dans l'eau ; B, nouveau-né de *Salamandra maculosa*, provenant d'une femelle qui a été placée dans un terrarium sans eau (cette femelle elle-même était venue au monde à l'état de Salamandre parfaite, par le même procédé) ; C, nouveau-né normal de *Salamandra atra*, déposé sur la terre ; D, larve nouveau-née de *Salamandra atra*, déposée dans l'eau, provenant d'une femelle qui elle-même était venue au monde à l'état de larve branchifère, par l'effet des mêmes conditions (d'après Kammerer, *Arch. f. Entwicklm.*, 25, 1908).

Kammerer (1904), nous montre une fois de plus l'étendue des fluctuations possibles chez les Batraciens ; ces deux espèces diffèrent l'une de l'autre par plusieurs caractères morphologiques, la première étant petite et toute noire, tandis que la seconde, plus grande, est maculée de taches jaunes ; l'habitat n'est pas le même : *maculosa* vit surtout dans la plaine et va jusqu'à 1 600 mètres d'altitude, tandis qu'*atra*, exclusivement montagnarde (Alpes), est localisée entre 750 mètres et 3.000 mètres d'altitude. Enfin, le mode de reproduction est tout autre : *maculosa* met au monde de nombreux petits (fig. 47, A), jusqu'à 72 et rarement moins de 14, munis de branchies, qui mènent la vie aquatique pendant

plusieurs mois ; *atra* n'a que 2 petits à développement intra-utérin très lent (2 à 3 années) ; les œufs non fécondés dégénèrent dans les utérus et servent de nourriture à l'embryon unique qui se forme de chaque côté ; celui-ci passe la phase aquatique, caractérisée par de grandes branchies plumeuses, dans le tube utérin, et vient au monde après métamorphose (fig. 47, C), sans branchies ni membranes natatoires, avec une queue à section triangulaire, c'est-à-dire apte à mener aussitôt la vie terrestre. Dans l'habitat montagnard commun aux deux formes, *atra* a parfois jusqu'à 4 petits, tandis que *maculosa* en a moins que son chiffre habituel et les naissances sont plus tardives.

En changeant expérimentalement les conditions de milieu, on arrive à faire converger l'une vers l'autre les deux espèces : *maculosa* maintenue à basse température (12°), dans un milieu peu humide et sans eau libre, garde plus longtemps ses petits dans l'utérus ; beaucoup dégénèrent, et les autres peuvent y terminer leur développement post-embryonnaire ; il naît alors de 7 à 2 petits, à des stades très avancés (fig. 47, B).

Si *atra* est maintenue au chaud (25 à 30°), en milieu très humide, avec de l'eau à sa disposition, le développement est fortement activé, et elle donne des petits plus nombreux (de 3 à 9), qui naissent avec des branchies (fig. 47, D) et sont déposés dans l'eau où ils terminent leur développement. Il est incontestable qu'*atra* et *maculosa* ont des patrimoines héréditaires non identiques, mais que les différences qui séparent ces deux formes voisines sont accentuées par les conditions des milieux où elles vivent.

Les Nématodes nous fournissent encore des exemples de fluctuations entre l'oviparité et la viviparité : un *Rhabditi* indéterminé, étudié par Conte (1902), est constamment ovipare lorsqu'il est cultivé sur une solution de peptone, les œufs étant pondus tous au début de la segmentation ; cultivé sur colle de pâte ou pomme de terre, le même *Rhabditis*

est régulièrement vivipare ; les œufs se segmentent dans l'utérus, y éclosent, et les embryons sont lancés à l'extérieur ; enfin, vers la fin de la vie du Nématode, ou lorsque le milieu est en putréfaction avancée, les embryons éclos dans l'utérus en perforent les parois et passent dans la cavité générale de la mère dont ils dévorent les organes.

Le manque d'eau a sur les animaux terrestres une influence tout à fait parallèle à celle du froid, ce qui était à prévoir, puisque l'élévation de température permet aux organismes en voie de développement d'absorber de grandes quantités d'eau pour faire face à la croissance; ainsi, des pupes d'Insectes, gardées en milieu très sec, éclosent plus tard que dans des conditions normales, et il en est même (larves de *Sciara*, pupes de *Margarodes*) qui tombent en vie ralentie à la suite de la perte d'eau, pour revenir à l'activité si on les hydrate à nouveau.

Influence des conditions de milieu sur les animaux à générations alternantes[1]. — Chez un certain nombre d'animaux, les générations successives présentent des modes différents de reproduction, qui se suivent en ordre cyclique en relation plus ou moins régulière avec les saisons. Prenons pour exemple les Daphnies (fig. 48) : de l'œuf durable qui a hiverné sort une femelle parthénogénétique, qui est le point de départ

1. Cycles des Cladocères : bibliographie des travaux de Weismann, Strohl, Issakowitsch, etc., dans Keilhack, Zur Bedeutung der Generationszyklen bei den Cladoceren (*Int. Revue ges. Hydrob. und Hydrogr.*, 2, 1909, 238). — Woltereck, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveranderung (*Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges.*, 19e Jahresversamml., 1909, 110).

Cycles des Rotifères : bibliographie des travaux de Maupas, M. Nussbaum. Punnett, dans Whitney, Determination of sex in Hydatina senta (*Journ. exp. Zool.*, 5, 1907, 1). — F. Shull, The artificial production of the parthenogenetic and sexual phases of the life cycle of Hydatina senta (*Amer. Natur.*, 44, 1910, 146).

Hydre : R. Hertwig, Über Knospung und Geschlechtsentwickelung von Hydra fusca (*Biol. Centr.*, 26, 1906, 489). — Mrázek, Einige Bemerkungen über die Knospung, etc., bei Hydra (*Biol. Centr.*, 27, 1907, 392). — Whitney, The influence of external factors in causing the development of sexual organs in Hydra viridis (*Arch. f. Entwicklm.*, 24, 1907, 524).

d'un certain nombre de générations de femelles également parthénogénétiques ; à un moment donné, l'une de ces femelles produit, soit des œufs d'où sortiront des mâles, soit un œuf unique, volumineux, entouré d'une coque résistante, qui doit être fécondé pour se développer (*œuf durable* ou d'hiver) ; le cycle est terminé. Chez les espèces *dicycliques* et *polycycliques*, les mâles et œufs durables apparaissent

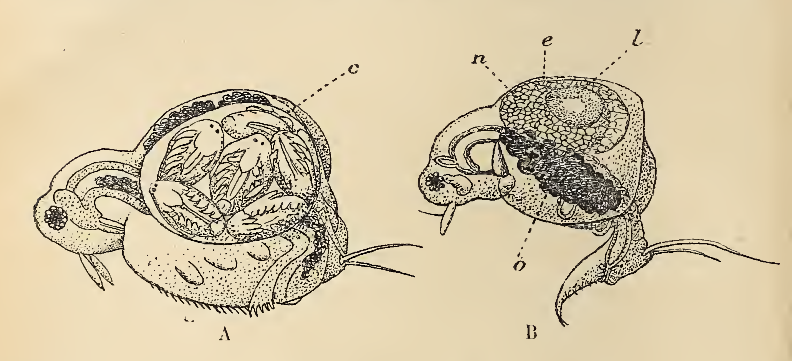


Fig. 48. — A, femelle parthénogénétique de *Moina macropus*, dont la cavité incubatrice est remplie d'embryons *c* ; B, femelle de *Moina rectirostris*, montrant en *e* l'enveloppe de l'œuf durable comprenant une loge creuse *l* et un flotteur *n*, et en *o*, l'œuf fécondé rempli de matières de réserve (d'après Weismann).

plus d'une fois par an (*Daphnia pulex, Polyphemus pediculus* de l'Europe centrale, *Chydorus sphæricus* de la plaine) ; chez les espèces *monocycliques* (*Bythotrephes longimanus*), le cycle correspond à une année entière : la parthénogénèse débute au printemps, atteint son maximum en plein été, et c'est seulement à l'automne qu'apparaissent mâles et œufs durables. Enfin, chez les *acycliques* (races locales de *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphæricus* des montagnes), il n'y a plus de sexués, l'espèce ne se multiplie que par œufs parthénogénétiques.

Évidemment, les formes acycliques et monocycliques ne peuvent vivre que dans de grandes masses d'eau, telles que des lacs, tandis que les polycycliques sont bien adaptées aux mares et flaques qui se dessèchent plusieurs fois par an ;

quand cela se produit, il y a toujours des œufs durables fécondés qui sauvent l'espèce.

Quelle est la part déterminante des changements saisonniers dans la succession des formes? Elle n'est ni tout à fait nulle, comme le pensait Weismann, ni toute-puissante : lorsqu'on élève en aquarium des races monocycliques ou acycliques, on ne transforme pas l'évolution, mais chez les espèces polycycliques on peut, en modifiant les conditions de milieu, hâter ou retarder le changement de régime reproducteur, c'est-à-dire l'apparition des sexués, comme le prouvent les expériences suivantes : on sépare en deux lots des Daphnies sœurs; les unes sont gardées dans des conditions optima de température et surtout de nourriture ; elles se multiplient activement par parthénogénèse pendant un certain temps, qui est peut-être fixe pour une race donnée; par exemple, une race de *Daphnia pulex* provenant d'une mare de montagne où elle est dicyclique pendant les cinq mois d'eau libre, est restée pendant un an purement parthénogénétique sous l'influence d'une nourriture abondante et d'une température moyenne ou élevée (Woltereck). L'autre lot est maintenu à basse température et mal nourri ; presque aussitôt apparaissent les mâles et les œufs durables, bien avant que le cycle habituel de parthénogénèse ait été parcouru ; ce lot reproduit à peu près ce qui se passe dans les régions arctiques, où le cycle dure moins de deux mois, une seule génération parthénogénétique ayant le temps d'apparaître.

Chez les Rotifères (type *Hydatina senta*), l'œuf durable produit une femelle, qui est la souche d'une série de femelles parthénogénétiques. A certains moments, des femelles nouvelles apparaissent (fig. 26) : ce sont des pondeuses exclusives d'œufs de mâles, plus petits que les œufs de femelles ; si une jeune Hydatine destinée à pondre des œufs de mâles est fécondée, la présence d'un spermatozoïde dans le jeune œuf mâle modifie celui-ci durant sa période de croissance et il devient un œuf plus volumineux, à coque résistante (œuf

durable), d'où sortira au printemps une femelle parthénogénétique. On ne sait pas exactement quel est le déterminisme de l'apparition des pondeuses d'œufs de mâles, ni même si les facteurs de milieu interviennent. Comme chez les Cladocères, il y a des Rotifères monocycliques, di- et polycycliques, et enfin acycliques.

On n'est pas mieux renseigné pour l'Hydre, qui présente une succession alternante de périodes où elle bourgeonne activement, surtout dans des conditions optima de température et de nourriture, et de périodes où se forment les produits génitaux, les bourgeons étant alors rares ou absents ; vraisemblablement, l'apparition du cycle sexué est déclanché par quelque condition interne ou externe, mais qui n'est pas simplement la faim ou le froid (*Hydra fusca*). L'*Hydra viridis* produit naturellement ses œufs et testicules d'avril à juin, parfois en même temps qu'elle bourgeonne ; il semble que la formation des gamètes est provoquée par la succession cyclique d'une longue période de basse température (hiver) et d'une période de température plus élevée, associée avec le manque de nourriture (Whitney).

Le cycle des Pucerons et Phylloxeras est analogue aux précédents : à partir de la mère fondatrice, sortie de l'œuf d'hiver, se succèdent un certain nombre de générations parthénogénétiques qui se terminent par une génération présexuelle, laquelle donne naissance en automne à des mâles et à des femelles productrices d'œufs durables ; morphologiquement, le cycle est compliqué par l'apparition de formes ailées, qui peuvent être soit des présexuelles, soit des sexuées. Il y aussi des espèces acycliques, par exemple certains *Chermes* et le *Phylloxera* sur les vignes européennes ; les sexués sont alors tout à faits rares et non fonctionnels. Les expériences sur l'influence des conditions de milieu ont donné des résultats si contradictoires que les cycles paraissent fixés pour chaque espèce ou chaque race.

L'étude des relations qui existent entre les conditions de milieu d'une part, les cyclomorphoses saisonnières et les développements à métamorphoses d'autre part, nous conduit à la conception suivante : la succession des stades est déterminée par des *facteurs internes*, c'est-à-dire en dernière analyse par le patrimoine héréditaire ; les facteurs externes variables (nourriture, température, etc.) peuvent intervenir plus ou moins efficacement pour ralentir ou accélérer l'entrée en crise. Or, pour un milieu et des espèces données, s'il n'y a pas coordination entre le cycle déterminé par les facteurs internes et le cycle habituel des saisons, ou bien si l'action inhibitrice ou accélératrice des facteurs externes variables tendait à détruire cette coordination, les espèces ne pourraient vivre dans le milieu ; l'action des facteurs externes, quand elle existe, ne peut donc être qu'indifférente, comme beaucoup de changements saisonniers de forme et de couleur, ou bien adaptative (production d'œufs durables à l'approche de la sécheresse ou du froid). Aussi, quand on examine actuellement la faune d'un milieu à conditions déterminées, on constate forcément que le cycle des espèces coïncide utilement avec le cycle saisonnier ; il se peut que ce soit une vraie coïncidence, sans relation de cause à effet, qui a permis aux espèces de s'établir dans le milieu ; il se peut aussi que la concordance soit assurée par l'action régulatrice des facteurs externes, inhibiteurs ou accélérateurs, qui déclanchent au bon moment le mécanisme préparé de la succession des stades.

ORIGINE DES MUTATIONS

Comment et pourquoi apparaissent les mutations ? A en juger par celles des animaux domestiques, les seules qui puissent être notées, il semble qu'elles surgissent tout d'un coup, sur des individus isolés, sans cause visible. Les exemples abondent : dans une ferme du Massachusetts, vers 1791, il naquit deux Moutons de la même portée, un mâle et une femelle, qui devinrent des bassets à dos long et à pattes

courtes et torses ; comme ils étaient inaptes à escalader les murettes de pierre qui abondent dans cette région, ils furent conservés et fondèrent une race de bassets, les Moutons-loutre ou ancon (de ἀγκών, courbure). En 1828, dans un troupeau de Mérinos apparut un bélier assez malingre, à poil long,



Fig. 49. — Tête osseuse de Taureau ñato, originaire du Chili (d'après Dareste, *Biblioth. Htes Etudes*, 36, 1888).

soyeux et droit, qui fut le progéniteur de la race Mérinos soyeux de Mauchamp, aujourd'hui éteinte (cette mutation avait du reste apparu plusieurs fois avant 1828 dans les troupeaux de Mauchamp et de Rambouillet). Blue Cap, un bélier de race Leicester-Teeswater, ayant une tache gris bleu sur la tête, a légué cette particularité à la race qui est sortie de lui, la Wensleydale d'Australie. Les Bœufs camards ou ñatos, à cou et tête courts, à narines retroussées, à fort prognathisme montrant les dents inférieures (fig. 49), étaient en 1760 gardés à titre de curiosité à Buenos-Ayres, et provenaient probable-blement des troupeaux des Indiens du sud de la Plata, c'est-

à-dire du bétail importé d'Europe au XVIe siècle ; cette mutation a réapparu en France à diverses reprises (environs de Lille, Alpes, race Cottentine à face brève) ; mais comme ces Bœufs camards se nourrissent moins facilement que les autres, leur lignée n'a pas été conservée.

La mutation absence de cornes est apparue plusieurs fois chez les Bovins ; il existait déjà des Bœufs sans cornes à l'âge du bronze ; Azara rapporte qu'en 1770 un Taureau sans cornes né au Paraguay procréa des petits sans cornes ; on signale cette mutation en 1861 dans la Meuse, en 1874 en Sicile, en 1889 dans le Kansas (origine du Bœuf Hereford sans cornes), et il y a en Afrique, Asie et Europe quantité de races sans cornes qui sont sûrement d'origine indépendante. La fameuse race Durham provient d'une génisse extrêmement fine que Colling découvrit un jour au milieu de son troupeau.

La race de Pigeon culbutant courte-face date de 1850, et provient d'un Pigeon qui se fit remarquer par la forme de son bec ; le Serin jaune a apparu brusquement, entre 1677 et 1713, dans les élevages du *Serinus canarius*, provenant des îles Canaries et de Madère et introduit en Europe au XVIe siècle. Le Paon à épaules noires (var. *nigripennis*) a été signalé pour la première fois en Angleterre au cours du XIXe siècle, dans des familles de Paons communs, et en cinq localités différentes.

Comme on le voit, une même mutation peut apparaître indépendamment dans des pays et à des époques différentes : aussi y a-t-il des Chats à queue courte à l'île de Man, au Japon, Malacca et Sumatra, et on en a signalé (sans qu'il soit bien certain que ce soient des mutations originales) en Touraine et en maints endroits d'Allemagne et de Russie. La race de Poules à cou rouge et dénudé comme un cou de Vautour (arrêt de développement laissant la peau dans l'état hypervascularisé où elle est avant la formation des plumes) se rencontre en des régions très éloignées (Carpathes, Afrique du Nord, Madagascar), ce qui permet de croire à des origines indépendantes.

D'une façon générale, quand on fait un élevage en grand, on voit presque immanquablement surgir des formes nouvelles, mais qui ne sont généralement pas des mutations venant de naître : elles peuvent être des combinaisons, jusque-là inconnues, entre déterminants qui se trouvaient dans des races différentes que l'élevage réunit ; elles peuvent être des mutations jusque-là dissimulées parce qu'elles étaient dominées et rares, que le hasard des croisements isole dans des individus homozygotes. Il en résulte que pour assister avec certitude à la naissance d'une mutation, il faut la provoquer expérimentalement ; l'observation pure n'a pas grand intérêt.

Pour provoquer des mutations, il faut agir sur le plasma germinatif nécessairement par l'intermédiaire du soma ; l'idée la plus simple qui vient à l'esprit, pour modifier profondément le chimisme de l'être, est de l'intoxiquer lentement. Cette expérience est réalisée naturellement dans un certain nombre de maladies chroniques, comme la syphilis et la tuberculose, ou d'intoxications chroniques, comme l'alcoolisme et le saturnisme.

Les études cliniques ont surabondamment prouvé que les individus imprégnés de toxines procréaient des enfants qui, avec une fréquence digne de remarque, présentent des tares, des anomalies, des dystrophies, ou pour parler le langage biologique, des variations.

L'hérédité alcoolique (lorsque le père seul est affecté) se traduit chez les enfants par des dystrophies dentaires (absence de certaines dents, persistance des dents de lait), l'absence d'un morceau de l'occipital, le crâne en pain de sucre, l'ectrodactylie (4 doigts aux pieds et aux mains), le pied bot, l'infantilisme, la microcéphalie, l'obésité, le strabisme et de nombreuses tares nerveuses. On a signalé, parmi les tares de l'hérédo-tuberculose, des dystrophies dentaires, des malformations crâniennes (front bombé, crâne en carène), la voûte palatine ogivale, le bec-de-lièvre, le rétrécissement du tho-

rax, la surdi-mutité, des malformations cardiaques et vasculaires (rétrécissement mitral, angustie artérielle, cyanose congénitale), la chlorose, le foie lobulé, les ongles recourbés, la teinte rouge vénitien des cheveux.

L'hérédo-syphilis (fig. 50) fournit des dystrophies dentaires (érosions des dents, microdontisme, échancrure semi-lunaire sur les incisives médianes supérieures ou dent d'Hutchinson),

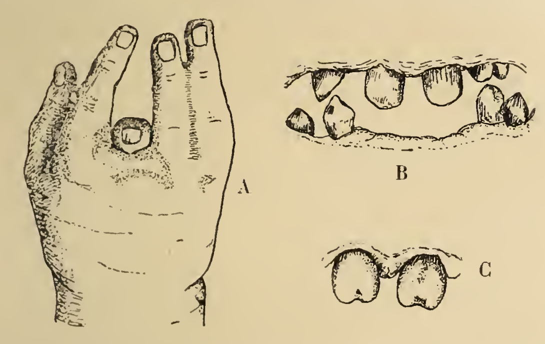


Fig. 50. — Dystrophies présentées par des descendants de syphilitiques : A, main droite d'un enfant dont la mère était syphilitique ; le doigt II est dévié en dedans de l'axe, le doigt III est réduit à un moignon sans squelette (ectrodactylie) ; les doigts IV et V sont soudés sur les 2/3 de leur longueur (syndactylie).
B, mâchoire d'un jeune homme hérédo-syphilitique : les 4 incisives inférieures n'ont jamais poussé, de plus microdontisme et écartement anormal des dents.
C, incisives supérieures médianes d'un hérédo-syphilitique présentant l'échancrure d'Hutchinson et la forme en tournevis.
(D'après E. Fournier, *Thèse de médecine*, Paris, 1898).

le crâne bilobé, le bec-de-lièvre, le tibia en forme de lame de sabre, la syndactylie (doigts soudés) et la polydactylie, la main en pince de homard, l'hydrocéphalie, le strabisme, la production de jumeaux, le nanisme, etc.

Assurément, parmi cette longue liste de dystrophies, il y a probablement des caractères non transmissibles dus à l'intoxication de l'embryon par la voie placentaire, mais il y a certainement aussi de nombreuses mutations, soit que la toxine qui imprègne le soma parental ait modifié directement les cellules sexuelles, dans lesquelles un ou plusieurs déterminants ont éprouvé un changement intime, soit que l'action

mutative ait été plus indirecte. Quelques-unes de ces mutations, vraiment pathologiques, s'éteindront plus ou moins vite avec le porteur, mais d'autres, compatibles avec la vie et même la santé normale, vont faire désormais partie du patrimoine héréditaire de la lignée, comme l'héméralopie (cécité nocturne en rapport avec un excès de pigment rétinien) qui débuta en 1637 avec les descendants du boucher Jean Nougaret, et que l'on a suivie de famille en famille jusqu'à notre époque.

Ce qui est touché par la toxine, directement ou indirectement, c'est évidemment un certain stade sensible des cellules sexuelles, car, lorsque le syphilitique se soigne sévèrement, lorsque l'alcoolique cesse de boire, ils peuvent, quelques mois ou un an après la cessation de l'intoxication somatique, engendrer des enfants sains, non dystrophiés.

A l'état de nature, la modification de l'organisme est forcément liée à une modification du milieu où il vit : à la fluctuation du soma peut s'ajouter une mutation du plasma germinatif. Une expérience très démonstrative de Tower (1906) a porté sur un Chrysomélien américain, *Leptinotarsa decemlineata*, le fameux parasite des Pommes de terre : si on recueille des milliers d'individus de cette espèce, on rencontre infailliblement, perdus dans la masse des normaux, des mutants de coloration (fig. 51) dénommés *melanicum, tortuosa, minuta, pallida, rubrivittata,* etc. ; ces mutants sont presque toujours fort rares, 1 pour 6.000 normaux, sauf dans une localité du Maryland, où Tower a trouvé 1 mutant pour 143 normaux. Ceci posé, des *Leptinotarsa decemlineata* adultes sont soumis, durant la période où les cellules germinales grossissent et mûrissent (stade sensible), à des conditions de milieu spéciales, une température sèche et élevée (35°) et une basse pression barométrique; ces changements dans le milieu, qui ne produisent naturellement aucun effet somatique sur les Insectes adultes, impressionnent, comme on va le voir, les déterminants renfermés dans les cellules germinales. Les

animaux en expérience pondent; sur 98 individus sortis des œufs et élevés normalement depuis le début de l'ontogénèse jusqu'à l'état définitif :

14 ne sont pas modifiés;

82 sont de la forme *pallida* ;

2 sont de la forme *immaculothorax*.

La proportion des mutants est donc énorme et il n'est pas douteux qu'il y a une relation de cause à effet entre le changement des conditions de milieu et l'apparition des mutations qui sont toutes deux, par rapport au type, des dilutions de couleur. La même espèce, soumise aux conditions anormales ci-dessus indiquées, a donné une fois une mutation très curieuse : c'est un *decemlineata* conforme extérieurement au type, mais qui possède la propriété de donner 5 pontes successives dans le cycle annuel, alors qu'aucun Chrysomélien de ce groupe n'a plus de 2 ou 3 générations par an ; c'est donc une mutation entièrement nouvelle, parfaitement constante dans sa transmission, qui ne peut pas être la réapparition d'une mutation latente ou dominée.

Dans une autre expérience, la même espèce fut soumise à une température élevée, dans l'air humide, pendant la période sensible ; la progéniture influencée par ces conditions de milieu fut élevée normalement et donna :

90 *decemlineata* normaux ;

23 de la forme *melanicum* ;

1 de la forme *tortuosa*.

Cette fois, les mutants sont plus foncés en couleur que le type ; *tortuosa*, à peu près de même teinte, montre un accolement des bandes foncées longitudinales des élytres (fig. 51, B).

En somme, pour qu'il y ait quelque chance d'obtenir des mutations, il faut un changement profond des conditions de milieu ; ce n'est pas dire que la mutation se produit à coup sûr, mais elle est possible et même probable. Depuis longtemps, en effet, on a été frappé de l'excessive variabilité des animaux domestiques, comparée à l'uniformité des espèces

sauvages, parfois même à l'uniformité de l'espèce précise dont dérivent les formes domestiquées, le *Gallus bankiva* de

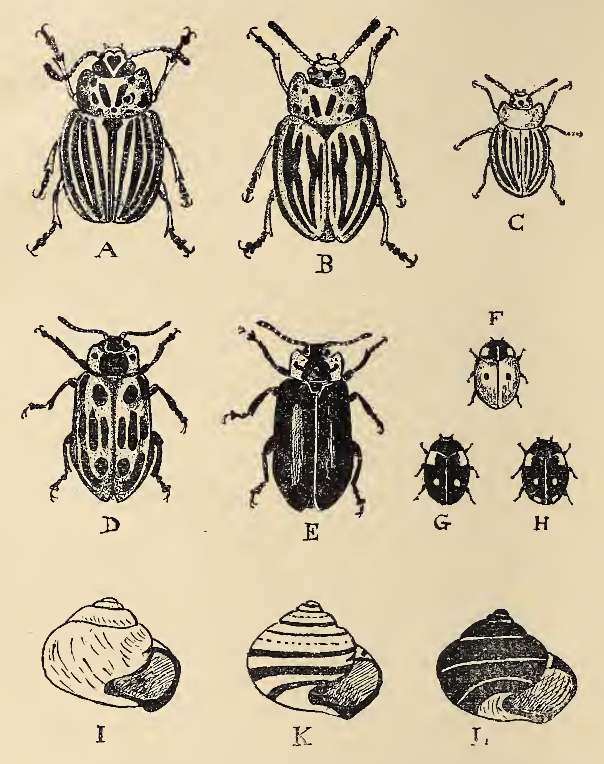


Fig. 51. — Exemples de mutations : A, *Leptinotarsa decemtineata* type (Etats-Unis) ; B, variété *tortuosa* ; C, variété *defectopunctata* (d'après Tower (*Carnegie Inst. of Washington*, n° 48, 1906).

D, *Lina lapponica* (Etats-Unis), type tacheté ; E, forme noire (d'après Mc Cracken, *Journ. exp. Zool.*, 2, 1905).

F, *Coccinella* (*Adalia*) *bipunctata*, type ; G, variété 4-*maculata* ; H, variété 6-*pustulata* (France).

I, *Helix nemoralis*, forme unicolore ; K, forme à 5 bandes (la bande 2 à peine indiquée) ; L, forme à bandes presque entièrement fusionnées (France).

l'Inde pour la Poule, la *Columba livia* d'Eurasie et d'Afrique pour le Pigeon ; il est permis de penser que les continuels changements de nourriture et de climat que l'on fait éprouver aux races domestiques sont pour quelque chose dans les mutations sans nombre qu'elles ont présentées. Pour les espèces

domestiques comme pour les naturelles, on peut noter qu'il en est d'extrêmement stables et d'autres à variabilité presque indéfinie : parmi les premières, la Pintade (*Numida meleagris*) d'origine africaine, et le Dindon (*Meleagris gallipavo*) d'origine américaine, bien que domestiqués depuis des siècles, n'ont donné naissance qu'à un nombre infime de variétés.



Fig. 52. — *Achatinella splendida* (îles Sandwich) ; un indidivu est sénestre et l'autre dextre.

Toutes les fois qu'un animal parvient dans une localité nouvelle, où il peut se multiplier à l'excès, presque infailliblement l'espèce, sans doute influencée par le changement de milieu, entre en mutation et se fragmente en variétés, petites espèces ou sous-espèces, au gré des taxinomistes. Il n'y a pas de meilleur exemple à citer que celui des Achatinelles des îles Sandwich (archipel hawaïen) : ces îles, uniquement volcaniques, à plus de 3.000 kilomètres des continents actuels, n'ont pu être peuplées que par des animaux de petite taille, apportés par des arbres flottés ou peut-être des Oiseaux; mais cet apport, soumis à tant de hasards, a dû être fort rare, et bien peu d'exemplaires de Mollusques terrestres ont pu gagner les îles. Or, on trouve aux Sandwich un nombre extraordinaire de formes d'Achatinelles (fig. 52), petits Gastropodes terrestres, arboricoles ou terricoles, que l'on ne connaît pas, du reste, en dehors de ces îles. A l'île d'Oahu, dans la région forestière qui occupe 120 milles carrés, il n'y a pas moins de 200 à 300 espèces, représentées par 1.000 variétés, différant par la forme, la couleur (blanc, noir, vert, jaune, rose, brun et gris de toutes nuances), la symétrie, la taille, la répartition dans des vallées différentes, l'habitat sur des plantes variées. Assurément les espèces et les variétés se sont différenciées sur place ; les quelques exemplaires d'Achatinelles parvenus dans l'île se sont multipliés, et leur

descendance est entrée en mutation, de telle sorte que l'état actuel résulte des innombrables combinaisons que peuvent fournir les croisements libres des mutants. Il y a eu, on ne sait pourquoi, beaucoup plus de mutants à Oahu qu'à l'île de Kauai, qui a cependant une riche végétation forestière (23 espèces terricoles, de couleurs ternes, et pas d'arboricole), et qu'à l'île Hawaii, la plus grande du groupe et également très boisée (6 espèces dont une seule arboricole, *A. physa*, en immense quantité). Les Carabiques des îles Hawaii, et une famille de Passereaux spéciaux à l'archipel, les Drépanidés (fig. 88), présentent une multiplicité de formes tout à fait analogue à celle des Achatinelles.

Les *Cerion*, Mollusques des îles Bahamas étudiés par Plate, ont aussi donné naissance à beaucoup de formes (80 espèces et 100 sous-espèces), qui peuvent être sériées géographiquement ; celles des îles de l'ouest ont une coquille épaisse, blanche et munie de côtes, tandis que celles de l'est ont une coquille plus mince, pigmentée, lisse ou simplement striée.

Mutations : Nombreux documents dans Darwin, *De la variation des animaux*, etc., trad. Moulinié, 2 vol., Paris, 1868 ; Cornevin, *Traité de Zootechnie générale*, Paris, 1891 (p. 258) ; Plate, *Selectionsprinzip*, Leipzig, 1908. — Bristol, Otter Sheep (*Amer. Natur.*, 42, 1908, 282). — Shitkow, Über einige Fälle von Variabilität höherer Wirbeltiere (*Zool. Jahrb. Syst.*, 25, 1907, 268).

Mutations provoquées : Fournier (E.), *Stigmates dystrophiques de l'hérédo-syphilis* (thèse de médecine, Paris, 1898) ; *Recherche et diagnostic de l'hérédo-syphilis tardive*, Paris, 1907. — Tower, An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa (*Carnegie Inst. of Washington*, publ. n° 48, 1906).

Mutations dans les îles : Gulick, Evolution, racial and habitudinal (*Carnegie Inst. of Washington*, publ. n° 25, 1905). — Plate, Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten, etc. (*Arch. f. Rassen-u. Ges.-Biol.*, 4, 1907, 433).

NON-HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS

Le caractère acquis, comme il a été défini plus haut, est la différence entre la norme et la fluctuation ; c'est une modifi-

cation qui se présente à n'importe quel âge, qui est visiblement l'effet d'une cause extérieure et accidentelle, à tel point que si cette cause n'avait pas existé, la modification ne se serait aucunement produite.

On a énormément discuté, trop souvent sans comprendre exactement ce qu'est un caractère acquis, sur la transmission de cette modification somatique, parce que Lamarck et son école en ont fait le point d'appui exclusif d'une théorie de l'évolution, et que Darwin et H. Spencer l'acceptaient également. Ils pensaient que la modification somatique produite par la cause externe s'inscrivait, on ne sait comment, dans les cellules sexuelles, c'est-à-dire devenait héréditaire, de sorte qu'à la génération suivante, la même modification somatique se reproduisait plus ou moins exactement, d'une façon spontanée, *en l'absence de la cause extérieure qui l'avait provoquée chez les parents*. Weismann et beaucoup d'autres biologistes, au contraire, ont nié d'une façon absolue la transmission *sous sa forme* de la modification somatique, considérant avec raison que dans l'état actuel de nos connaissances sur les cellules germinales et leurs rapports avec le soma, l'inscription *telle quelle* de cette modification dans le plasma germinatif était inconcevable.

Nous allons passer en revue divers facteurs capables de produire des modifications somatiques, et juger si leurs effets sont héréditaires.

MUTILATIONS[1]

C'est le caractère acquis le plus simple et le plus certain que l'on puisse imaginer ; or, les expériences et les observations prouvent à n'en pas douter que les mutilations ne sont absolument pas transmises, quelque répétées, quelque pré-

1. Voir dans Cope (*The primary factors of organic Evolution*, Chicago 1904), une liste de cas de transmission (p. 431), et dans Weismann (*Essais sur l'Hérédité*, trad. de Varigny, Paris, 1892, p. 413) une discussion très convaincante, montrant l'inanité des prétendus exemples d'hérédité des mutilations.

coces qu'elles soient. On a coupé la queue de Souris et de Rats, dans le jeune âge, pendant des générations successives (22 générations chez la Souris), et les petits sont toujours nés avec une queue parfaitement conformée (1 592 Souris nées de parents opérés, dans une expérience de Weismann).

Les mutilations ethniques pratiquées par beaucoup de peuples depuis un temps immémorial, la circoncision chez les Sémites, les pieds estropiés des Chinoises, l'extirpation des incisives, les trous de la lèvre, du nez et des oreilles, etc., les mutilations de la queue et des oreilles pratiquées dans tant de races de Chiens et de Moutons, ne sont aucunement transmises, et il faut recommencer la mutilation à chaque génération. Il ne faut pas confondre, bien entendu, ces cas de mutilation avec celui des Chats sans queue de l'île de Man ou du Japon, dont le caractère racial héréditaire est d'avoir une queue réduite ou nulle, sans qu'aucune mutilation ait été pratiquée.

Enfin, les mutilations naturelles, pas plus que les expérimentales, n'amènent aucun changement héréditaire ; l'hymen des femmes, bien que déchiré depuis des siècles à la première copulation, ne paraît pas en voie de régression, et il n'y a aucun indice de diminution de nombre ou de dimensions des pattes chez les animaux présentant l'autotomie de ces appendices, comme les Crabes et les Orthoptères. Il est certain que les pseudo-exemples de transmission de mutilations que l'on rapporte assez souvent chez des animaux domestiques et des familles humaines, sont de simples coïncidences, qui n'ont pas plus d'intérêt, et souvent pas plus d'authenticité, que les envies des femmes enceintes.

MALADIES PRODUISANT UNE INTOXICATION GÉNÉRALE[1]

Les maladies générales d'ordre parasitaire, comme la scar-

1. Ehrlich, Experimentelle Untersuchungen über Immunität (*Deutsche medic. Wochenschrift*, 17, 1891, 976 et 1218). — Voir indications des nombreux travaux sur l'immunité dans *Bull. Inst. Pasteur*.

latine, la petite vérole, la rougeole, la fièvre typhoïde, la syphilis, la diphtérie, laissent après elles, chez l'individu guéri, une *immunité* durable (caractère acquis), qui n'est pas transmise aux descendants. Cependant des enfants non infectés nés d'une mère en cours de maladie, peuvent être immunisés, mais c'est seulement parce que les toxines maternelles ont traversé le placenta, et créé l'immunité chez les fœtus comme s'ils avaient eu eux-mêmes la maladie. De même Ehrlich et d'autres ont constaté que des femelles de Souris, Cobayes et Lapins, rendues immunes contre certaines substances toxiques, pouvaient transmettre (même 30 mois après la dernière injection immunisante) une immunité plus ou moins complète à leurs jeunes, mais cette immunité n'est pas durable et en tous cas ne passe pas à la seconde génération; les femelles vaccinées contre la diphtérie, le charbon, le tétanos et la rage ne transmettent à leur progéniture qu'une immunité imparfaite ou très variable. Les mâles immuns ne transmettent à leurs petits aucune immunité, ce qui montre bien que cette propriété est la suite d'un échange placentaire et pas du tout l'hérédité du caractère acquis.

Parmi les effets des autres maladies, il faut quelque critique pour démêler ce qui est réellement caractère acquis. Par exemple, lorsqu'un Homme, à la suite de surmenage oculaire ou de travail corporel excessif, devient myope et même aveugle, parce qu'il était prédisposé héréditairement à la myopie, la cécité en apparence acquise ne l'est nullement en réalité, puisque c'est un excès, assez banal en somme et sans danger pour un individu normal, qui a déclanché le mécanisme de la maladie; il pourra y avoir transmission de la prédisposition, du *terrain*, et par suite une réapparition possible d'accidents oculaires chez les enfants.

Les maladies ou intoxications lentes, comme la syphilis et la tuberculose, l'alcoolisme et le saturnisme, ont un double effet : d'abord elles agissent sur l'individu et produisent des accidents caractéristiques (caractères acquis); ensuite elles

touchent les cellules génitales et les modifient dans leur constitution intime de telle sorte que les descendants des malades pourront présenter des caractères nouveaux, et parmi ceux-ci des mutations, qui dans leur ensemble ont une allure propre à chaque intoxication, ce qui révèle l'hérédo-syphilis, l'hérédo-tuberculose ou l'hérédo-alcoolisme. Les accidents somatiques ou acquis ne sont absolument pas transmis, mais il peut arriver que la dystrophie d'un enfant rappelle l'accident du parent; par exemple, l'obésité ou les tares nerveuses qui sont fréquentes chez les descendants d'alcooliques simulent jusqu'à un certain point l'engraissement et les accidents cérébraux du parent atteint directement dans son soma, mais il est évident que ce sont des coïncidences inévitables, et l'allure même de ces mutations les différencie des caractères acquis. Enfin, le « terrain » propre à l'éclosion de la tuberculose, la disposition à boire, qui sont des caractères liés au plasma germinatif, peuvent se transmettre, et l'enfant, déjà plus ou moins dystrophié, pourra recommencer pour son compte l'intoxication parentale.

EXPÉRIENCES DE BROWN-SÉQUARD [1]

Mais, si les mutilations ne sont pas transmises, les altérations pathologiques dont elles sont la cause peuvent-elles l'être? Les célèbres expériences de Brown-Séquard sur les Cobayes semblent le démontrer, et depuis longtemps, elles

1. Brown-Séquard, Notes dans *Comptes rendus Soc. de Biol.*, 1868-1875; Quelques faits nouveaux relatifs à l'épilepsie, etc. (*Arch. de phys. norm. et path.*, 4, 1871, 116); Faits nouveaux établissant l'extrême fréquence d'états morbides produits accidentellement chez des ascendants (*C. R. Acad. Sc.*, 94, 1882, 697). — Delamare, *Recherches expérimentales sur l'hérédité morbide*, Paris, 1903. — Dupuy, De la transmission héréditaire de lésions acquises (*Bull. Sc. France Belg.*, 22, 1890, 445). — L. Hill (Some experiments on supposed cases of the inheritance of acquired characters) (*Proc. Zool. Soc. London*, 1896, 785). — Romanes, *Darwin and alter Darwin*, 2e vol., London, 1895. — Sommer, Die Brown-Sequard'sche Meerschweinchenepilepsie, etc. (*Beiträge zur path. Anat. u. zur allg. Path.*, 27, 1900, 289). — Wrzosek et Maciesza, Experimental Studies on the hereditary transmission of « Brown-Sequard's Epilepsy » of Guinea-pigs, produced by injury of the sciatic nerve (*Bull. int. Acad. Sc. Cracovie*, sér. B, 1910, 179).

sont invoquées à l'appui de leur thèse par les partisans de l'hérédité des caractères acquis.

Des Cobayes sont rendus épileptiques par une section partielle de la moelle épinière, ou par section du nerf sciatique, ou par amputation de la cuisse; les attaques qui se produisent quelque temps après l'opération et persistent au plus pendant quelques mois, sont provoquées par une irritation légère d'une aire de la peau, sur la face et le cou, du côté où on a coupé le sciatique; l'attaque épileptiforme dure quelques minutes seulement et pendant ce temps l'animal est inconscient et convulsé. Or, quelquefois, l'épilepsie se présente chez les descendants des Cobayes opérés, et comme cette affection n'a jamais été vue chez les petits de Cobayes ordinaires ou ayant subi d'autres opérations, il semble bien qu'il y a là autre chose qu'une coïncidence.

Trois Cobayes ont eu l'œil altéré à la suite d'une section transversale des corps restiformes ; or, plus des deux tiers des descendants de ces Cobayes ont présenté des altérations variées des yeux, opacité de la cornée, cataracte, glaucome et même résorption de l'œil.

Je citerai encore l'apparition de l'exophtalmie pendant six générations chez les descendants de Cobayes ayant de la protrusion de l'œil à la suite de la piqûre des corps restiformes, l'absence de deux doigts postérieurs chez un jeune Cobaye épileptique né de parents qui avaient subi l'arrachement d'un nerf grand sciatique, opération à la suite de laquelle ils avaient rongé les deux doigts externes privés de nerfs; la chute de la paupière supérieure chez des Cobayes nés de parents chez lesquels cet état des paupières avait été provoqué par l'ablation du ganglion cervical supérieur, etc. Il est bien entendu que c'est seulement l'accident morbide qui est transmis, et non pas la mutilation elle-même.

Les expériences de Brown-Séquard, dont lui-même et ses assistants n'ont donné que des comptes rendus assez vagues, ne sont pas à l'abri de critiques simplement expérimentales ;

il semble bien, comme le suggère Hill, que les accidents oculaires de la deuxième expérience sont dus, non pas à une transmission, mais à une conjonctivite précoce, fréquente chez les Cobayes mal tenus, qui entraîne parfois la perte de l'œil ; Romanes n'ose rien affirmer au sujet de l'exophthalmie ; l'absence des doigts postérieurs, qui n'a pas été vérifiée par Romanes, bien qu'il ait opéré 6 générations successives, ne s'observe, d'après Brown-Séquard, que dans un ou deux pour cent des cas, ce qui lui donne tout à fait la signification d'un accident. Néanmoins, la transmission possible de l'épilepsie est confirmée par quelques observateurs, Westphal, Obersteiner, Romanes, Luciani (ce dernier chez le Chien) ; mais, comme nous allons le voir, elle est susceptible d'une toute autre explication.

La pseudo-transmission est d'abord rare, et de plus les petits montrent d'autres anomalies ; ainsi, sur 32 Cobayes nés de parents épileptiques à la suite de la section du sciatique, Obersteiner (1875) compte 11 malingres, 3 légèrement paralysés des membres postérieurs, 2 épileptiques qui sont morts rapidement et 3 avec une maladie d'yeux ; sur 23 petits obtenus par Sommer, aucun n'est épileptique, mais l'un d'eux a un trouble de la cornée. Il est tout naturel que des Cobayes qui ont subi des opérations aussi graves dont la guérison est très lente, aient des cellules sexuelles légèrement altérées comme celles d'un syphilitique ou d'un tuberculeux, ce qui se traduit dans la descendance par des dystrophies variées, par exemple ectrodactylie, lésions de la peau, des oreilles, des yeux, accidents convulsifs, etc. ; d'autre part, divers expérimentateurs (Charrin, Delamare et Moussu) ont montré que si l'on blesse le foie ou le rein de Lapines ou de Cobayes femelles en état de gestation, il arrive parfois que les organes correspondants des embryons sont plus ou moins lésés ; il paraît y avoir chez la mère production d'une hépatotoxine ou d'une néphrotoxine spécifique qui passe à travers le placenta et agit sur le foie ou le rein de l'embryon. Pourquoi n'y aurait-il

pas chez les Cobayes épileptiques par traumatisme du système nerveux, une neurotoxine qui agirait plus ou moins spécifiquement sur l'embryon et préparerait les accidents nerveux ? S'il en était ainsi, la transmission ne pourrait avoir lieu que par la mère et non par le père ; Brown-Séquard, du reste, fait remarquer que les femelles sont plus capables que les mâles de transmettre les états morbides, tandis que Wrzosek et Maciesza ne relèvent aucun cas d'épilepsie sur 65 petits nés de pères épileptiques et de mères normales.

ACTION DES GRANDS FACTEURS GÉNÉRAUX (LUMIÈRE, TEMPÉRATURE, ETC.)

Des centaines d'expériences portant surtout sur les Insectes, auxquelles sont attachés les noms de Standfuss, Weismann, E. Fischer, Merrifield, etc., ont montré que les modifications somatiques produites par les facteurs généraux n'étaient pas transmises à la génération suivante. Nous citerons comme type l'expérience de Tower :

Durant toute la période larvaire, des *Leptinotarsa decemlineata* sont placés, pendant plusieurs générations de suite, dans un milieu plus humide et plus chaud que le milieu normal, ce qui a pour résultat presque certain de pousser vers le mélanisme les couleurs des imagos. Après quelques générations, les œufs de ces formes mélaniques sont élevés dans des conditions normales et fournissent immédiatement des *Leptinotarsa* normaux ; après quelques générations normales, les œufs sont replacés dans le milieu humide et chaud et il apparaît immédiatement des formes mélaniques. On voit

1. Fischer (E.), Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften (*Allg. Zeit. f. Entomologie*, 6, 1901 et 7, 1902). — Standfuss, Etudes zoologiques expérimentales sur les Lépidoptères (*Ann. Soc entom. France*, 69, 1900, 82). — Schröder, Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata, etc. (*Allg. Zeit. f. Entomol.*, 8, 1903, 105). — Tower, An investigation of evolution in Chrysomelid beetles, etc. (*Carnegie Inst. of Washington*, publ. n° 48, 1906). — Kammerer, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen (*Arch. f. Entwicklm.*, 25, 1908, 7). — Discussion dans Plate, *Selectionsprinzip*, Leipzig, 1908, (p. 337).

donc que la réponse du soma aux influences du milieu ne se transmet aucunement.

Mais il arrive parfois que les facteurs généraux, en plus des modifications somatiques, provoquent, lorsqu'ils agissent pendant la période sensible de l'ovogénèse ou de la spermatogénèse, des mutations dans les gamètes (voir page 168). Et dans les cas, exceptionnels du reste, où ces mutations se traduisent dans la seconde génération par des effets analogues aux modifications somatiques de la première génération, il y a en apparence transmission du caractère acquis ; mais on reconnaîtra la présence des mutations à leur rareté même.

Expériences sur Papillons. — Par exemple, nous avons vu que lorsqu'on soumet à la gelée pendant quelques heures par jour, des chrysalides de Papillons, on obtient parmi les imagos un petit nombre d'aberrations ; c'est bien un caractère acquis, car s'il n'y avait pas eu de refroidissement expérimental, il n'y aurait pas eu d'aberrations. Standfuss (1899) obtient par ce procédé 42 individus mélaniques sur 8.231 pupes de *Vanessa urticæ* ; il choisit les mâles et les femelles les plus anormales de ce lot (ailes postérieures fortement noires à leur partie antérieure au lieu d'être à demi-noires) et les accoupla ; les chenilles qui en provinrent furent élevées dans des conditions tout à fait normales, et de même les chrysalides. Standfuss obtint ainsi une seconde génération de 200 Papillons, parmi lesquels 4 mâles, provenant tous *d'une* femelle très aberrante, présentaient une variation dans le sens du mélanisme ; tous les autres Papillons étaient des Vanesses normales.

E. Fischer (1901) obtint exactement le même résultat avec *Arctia caja* : 48 chrysalides, soumises à une gelée intermittente de —8°, donnèrent 41 aberrations, avec un fort envahissement du noir sur les ailes supérieures et un peu aussi sur les ailes inférieures. Un couple très aberrant fut isolé ; leurs descendants, élevés à la température normale, donnèrent, outre de très nombreux Papillons normaux (156), 17 individus

dont 16 mâles qui montraient l'aberration des parents à des degrés variables, mais un peu moins forte que chez ceux-ci (fig. 53).

Enfin, des expériences de Schröder (1903) sur *Abraxas grossulariata*, rendus mélaniques par action de la température,



Fig. 53. — *Arctia caja* : A, individu normal ; B, Papillon dont les parents ont été choisis parmi ceux qui avaient été le plus modifiés par le froid ; il est un peu moins mélanique que ses parents (d'après E. Fischer).

ont donné des résultats à peu près négatifs ; les descendants, presque tous normaux, ne montrèrent qu'une très faible tendance vers le mélanisme, sauf ceux qui descendaient de parents *naturellement* mélaniques.

Expériences sur Salamandres. — Nous avons vu, au chapitre des Fluctuations, qu'en élevant *Salamandra atra* en milieu très humide et à une température plus élevée que celle où elle vit d'ordinaire, on provoque parfois des naissances plus précoces et plus nombreuses, les larves étant encore munies de branchies au lieu d'avoir terminé leur métamorphose dans l'utérus maternel. Inversement *Salamandra maculosa*, maintenue en milieu peu humide et froid, donne moins de petits et ceux-ci naissent plus avancés dans leur évolution. Kammerer (1908) pense que ces caractères acquis sont héréditaires, et que les larves précoces d'*atra*, une fois arrivées à l'état adulte, auront une disposition acquise à donner des petits à naissance précoce, même en l'absence des conditions provoquantes ; effectivement, de telles *atra* fournirent une fois 5 petits, munis de branchies, qui furent déposés dans l'eau

du terrarium (fig. 47). Les résultats furent moins nets pour les *maculosa*, nées elles-mêmes tardivement, qui donnèrent des portées de 2 à 6 petits, à branchies, mais d'assez grande taille; une seule fois, une *maculosa* placée, *comme l'avait été sa mère*, dans un terrarium sans eau, donna 2 petits sans branchies qui, une semaine après, avaient tout l'aspect de la forme définitive.

Critique. — Dans ces expériences de Standfuss, Fischer et Kammerer, qui donnent un si faible pourcentage d'apparente transmission, il y a, non seulement la possibilité de confondre des mutations avec une transmission de fluctuations, mais une autre cause d'erreur, plus importante encore. Lorsqu'on expérimente sur N individus, chrysalides de Papillons ou Salamandres, l'effet produit est *variable*; il n'y a qu'un nombre tantôt restreint, tantôt assez grand d'individus qui réagissent; il en est donc de plus sensibles que d'autres, ce qui tient sans doute à des différences germinales notables, qui se traduisent par une réaction somatique variable, l'excitant étant constant. Or, on sélecte des couples qui montrent dans un sens déterminé cette sensibilité réactionnelle à un haut degré; leurs descendants en héritent, et il n'y a rien d'étonnant à ce que, dans des conditions d'élevage qui sont somme toute fort différentes des conditions naturelles, bien que l'on s'efforce de les rendre normales, quelques-uns d'entre eux présentent des modifications plus ou moins analogues à celles des parents; il ne faut pas oublier que la réaction à l'excitant n'est pas spécifique, et que le mélanisme est aussi bien déterminé par le froid et la chaleur que par une nourriture anormale. Les expériences sur les parents ont servi de réactif pour déceler les oscillants les plus sensibles aux changements de milieu.

Néanmoins, si ces expériences ne démontrent pas qu'il y a transmission du caractère acquis, elles mettent en lumière un fait singulier : un facteur externe déterminé qui produit sur le soma un certain effet, peut provoquer aussi une imitation

germinale, se traduisant dans la descendance par une modification de couleur analogue à la fluctuation du soma des parents (expériences sur Chrysomèles et Coccinelles) ; ainsi l'humidité et la chaleur agissant sur des larves de *Leptinotarsa decemlineata* poussent les adultes vers le mélanisme (caractère acquis non transmissible) ; ces mêmes conditions agissant pendant une certaine période sensible sur des imagos normaux, provoquent dans le germen quelques mutations qui se traduiront à la génération suivante aussi par du mélanisme. Il y a là quelque chose à comprendre et à étudier de près ; faut-il croire avec Weismann qu'il y a dans les cellules de la peau et les cellules sexuelles des déterminants semblables, que le facteur externe modifie de la même manière ? Est-ce une explication purement verbale, ou contient-elle une part de vérité ?

La non-transmission des caractères choromorphiques, liés au milieu, est encore prouvée, industriellement, par les mauvais résultats que donnent les transplantations des « races perfectionnées » d'animaux domestiques, races à viande comme les Durham, à lait comme les Hollandaises et les Normandes, à beurre comme les vaches de Jersey ; la valeur spéciale de ces races est due en grande partie à des fluctuations, en rapport avec des conditions précises de leur milieu d'origine, et on ne sait que trop, lorsque l'on transporte ces races hors de leur pays natal, que ces caractères choromorphiques s'évanouissent dès la première génération née et élevée sur le nouveau sol ; les grosses races de Chevaux, par exemple, ne peuvent prospérer que dans certains pays gras et humides ; transportés ailleurs, les individus s'affinent, tout en restant très bien portants.

EFFETS DE L'USAGE ET DU NON-USAGE[1]

La question de l'hérédité des caractères acquis se pose avec

1. Plaidoyer en faveur de leur hérédité dans Cope, *The primary factors of organic evolution*, Chicago, 1904. — Effet de l'usage : R. Blanchard, Note sur un cas de sabot adventice chez le Chamois (*Bull. Soc. Zool. France*, 1889, 364). — Discussion sur l'effet du non-usage : Eigenmann, Cave Vertebrates of America (*Carnegie Inst. of Washington*, publ. nº 104, 1909).

une difficulté particulière au sujet des effets de l'usage, du non-usage et de tout ce qui relève de l'adaptation fonctionnelle individuelle ; c'est sur ce point qu'il y a une profonde divergence d'opinions entre les lamarckistes et les écoles néo-darwiniennes.

Nous avons montré, et du reste tout le monde est d'accord sur ce point, qu'il y a chez un individu donné, *entre certaines limites*, une régulation, une adaptation fonctionnelle des os, des articulations, des muscles, du cœur, du tube digestif, des glandes, etc. ; Lamarck et Darwin admettent que ces effets de l'effort, de l'usage et de la désuétude sont constants et héréditaires, c'est-à-dire qu'ils peuvent se cumuler, et ils en ont tiré un parti considérable pour expliquer les développements progressifs et surtout la régression des organes rudimentaires (larges mains des descendants de laboureurs, opposées aux petites mains des descendants d'oisifs, petit doigt du pied en voie d'atrophie par suite de la pression des chaussures, atrophie des yeux des animaux cavernicoles, etc.). Je ne connais pas d'exemple plus clair et en même temps plus favorable à la thèse lamarckiste, que l'épaississement épidermique des soles plantaires de Mammifères.

On sait par une expérience journalière que la pression et le frottement répétés épaississent et durcissent l'épiderme ; les deux observations suivantes, entre mille, sont particulièrement frappantes : R. Blanchard rapporte qu'un Chamois, qui avait été amputé autrefois au travers d'un canon métatarsien, portait à l'extrémité du moignon reposant sur le sol une callosité (pseudo-sabot) ayant l'aspect et la consistance de la corne, mais non sa structure. J'ai vu un petit Chien, privé de pattes de devant, qui marchait, du reste assez mal, sur sa poitrine et les pattes de derrière ; la partie du thorax sur laquelle il s'appuyait était grumeleuse, fendillée, noirâtre, exactement comme les soles plantaires des pattes de Chien.

Or, on sait qu'un embryon d'Ongulé encore dans l'amnios, dont les pattes n'ont jamais rien touché que de très mou, a

déjà au bout de celles-ci des sabots avec un épiderme épais, beaucoup plus épais que sur le reste du corps. De même, chez les enfants avant leur naissance, la sole des pieds est déjà épaissie. De là à penser que si l'épiderme de l'embryon est épais avant d'avoir touché le sol, c'est parce que ses ancêtres l'ont épaissi en marchant, il n'y a qu'un pas à franchir; Darwin (*Descendance de l'Homme*, 3e éd. franç., p. 31) regarde la sole plantaire épaissie des enfants comme due « aux effets hérités de la pression durant une longue série de générations ».

Voilà le problème posé; il y a intérêt pour la discussion à séparer les effets de l'usage de ceux du non-usage.

Effets de l'usage. — Remarquons de suite que la question n'est pas abordable expérimentalement; aucune expérience, même prolongée pendant plusieurs générations humaines, ne montre ni ne peut montrer l'hérédité des effets de l'usage; toute l'histoire du progrès continu des Chevaux de course et des trotteurs, par exemple, démontre que ce n'est pas l'accumulation des effets de l'entraînement, mais bien le choix comme reproducteurs des animaux présentant une aptitude congénitale pour la vitesse, qui a déterminé le progrès; l'entraînement ne donne rien de bon, s'il n'y a pas aptitude; il est le réactif qui décèle les animaux bien doués, les mutants ou les oscillants les plus aptes à fournir les résultats recherchés. Or, toutes les fois qu'il s'agit d'effets de l'usage, partant d'organes fonctionnant et utiles, la sélection est forcément intervenue, et on peut concevoir qu'il en a été ainsi pour l'épiderme épaissi de la sole plantaire; c'est une adaptation nécessaire et antérieure à la vie terrestre, qui permet la marche aux jeunes animaux venant de naître, et qui doit être aussi ancienne chez les Vertébrés que la vie terrestre elle-même.

Il y a maintenant chez l'Homme quelque raison *actuelle* qui motive chez l'embryon le développement d'un épiderme plus épais aux extrémités, peut-être parce que c'est là qu'a-

boutissent les pressions latérales, peut-être parce qu'il y a contact ou pression d'os de forme particulière. Comment peut-il y avoir un lien entre cette cause actuelle et l'adaptation fonctionnelle de l'épiderme aux frottements ? De même l'évolution lente des formes osseuses suivant des voies divergentes a été attribuée par Cope à l'hérédité des effets mécaniques des pressions et tractions sur les os modelables, effets produits pendant la vie active de l'animal ; c'est tout à fait indémontrable, et on ne conçoit pas que cela ait pu produire une évolution compliquée.

Effets du non-usage. — La question n'est pas non plus abordable expérimentalement : en effet, les observations sur les animaux des cavernes et lieux obscurs, qui constituent pour ainsi dire de grandioses expériences naturelles, montrent, à côté d'espèces aveugles, d'autres formes qui ont conservé des yeux intacts, bien que ceux-ci soient absolument sans usage, vu l'obscurité complète, depuis un nombre d'années considérable. On peut remarquer que très souvent les organes rudimentaires chez les adultes apparaissent chez l'embryon (yeux des Taupes, des Batraciens Protée et *Typhlotriton*, des Poissons *Stygicola* et *Amblyopsis speleus*, des Crustacés *Troglocaris* et *Cambarus*), à peu près aussi développés que les organes correspondants des formes de pleine lumière, mais, à un certain moment, leur croissance se ralentit et s'arrête ; il y a donc, chez l'embryon, quelque cause *actuelle* qui motive ce retard. Pourquoi cette cause ne serait-elle pas l'origine même de la rudimentation, toute question de non-usage mise à part ? Le fait est que les pattes des *Seps* sont atrophiées (fig. 54), alors qu'ils s'en servent encore comme béquilles lorsqu'ils marchent lentement ou sont au repos ; ce n'est que lorsqu'ils se déplacent rapidement qu'ils les relèvent pour fuir comme des Serpents. Il semble donc que l'atrophie graduelle a précédé le défaut d'usage au point de vue de la locomotion rapide, au lieu d'en

être une conséquence; on conçoit mal un Lézard muni de pattes qui cesse de s'en servir.

Chez des Oiseaux sauvages et domestiques, la perte du pouvoir de voler est attribuée constamment aux effets du non-usage, ce qui est rendu plus que douteux par le fait que beaucoup d'organes s'atrophient par suite d'une mutation germinale, sans qu'il soit possible de voir la cause efficiente dans

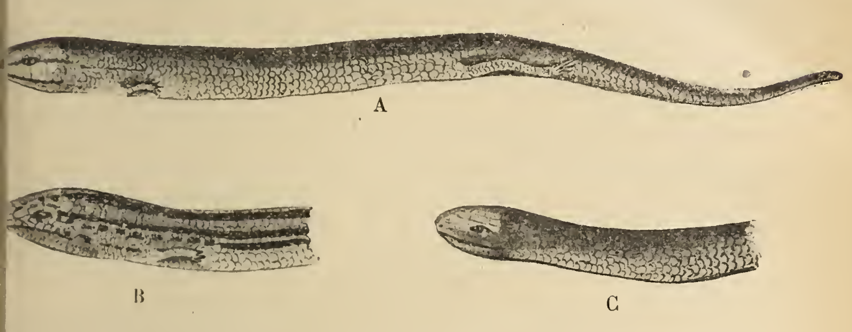


Fig. 54. — Atrophie des membres chez les Lézards : A, *Sphenops capistratus* (Egypte), les membres antérieurs sont atrophiés et ont cinq doigts, les membres postérieurs sont encore assez développés.
B, partie antérieure du *Seps chalcides* (midi de l'Europe), membres antérieurs et postérieurs également atrophiés, à 3 doigts.
C, partie antérieure d'*Anguis fragilis* (Eurasie), disparition complète des membres.

l'inaction : Chiens et Chats à queue rudimentaire, races de Bœufs et Chèvres sans cornes, Moutons chinois sans oreilles, Poules à cou dénudé dont les plumes ne poussent plus, Poules sans crête ou sans croupion, races de Chiens et de Chevaux à peau nue, nageoire dorsale absente dans certaines races de Poissons rouges, Insectes aveugles vivant au moins à la demi-lumière, etc. Enfin, pourquoi tant d'organes vestigiaires persistent-ils à l'état de rudiments inutilisables, voire gênants (3e paupière de l'Homme, appendice cæcal, châtaignes et ergot des Chevaux qui sont peut être d'anciens épaississements palmaires), alors que la théorie exigerait leur totale disparition?

On voit que l'interprétation lamarckienne, si séduisante et si répandue qu'elle soit, n'est pas sans soulever de graves dif-

ficultés ; et comme elle n'est pas la seule possible, on peut se demander si elle est utile à retenir, même dans les cas toujours invoqués des Oiseaux incapables de vol et des yeux d'animaux cavernicoles.

En résumé, si les fluctuations ont un très grand intérêt scientifique et industriel, elles n'ont eu aucune influence sur l'évolution des espèces, car il est permis de penser, en l'état actuel de la science, que les caractères acquis, au sens strict et précis que nous avons attribué à ce terme, ne sont aucunement transmissibles ; les quelques rares expériences, maigrement démonstratives, qu'invoquent les lamarckistes, sont toutes susceptibles d'une autre interprétation, au moins aussi plausible, alors que s'il y avait réellement hérédité des caractères acquis, on ne devrait avoir que l'embarras du choix pour les exemples à citer. L'observation pure n'est pas plus convaincante, puisque toutes sortes de processus, connus ou inconnus, peuvent avoir eu l'effet que l'on attribue aux facteurs de Lamarck[1]. Enfin, une simple raison de logique empêche absolument d'admettre la possibilité même de la transmission : un caractère qu'on arrive à modifier par un changement des conditions de milieu (reproduction des Salamandres, couleurs des Papillons, etc.) était lui-même acquis ; or, on a pu le modifier, c'est-à-dire qu'il n'était pas fixé héré-

1. Voici comment on peut interpréter quelques observations souvent citées : le petit doigt du pied, atrophié soi-disant par la pression de la chaussure, est également atrophié chez les sauvages qui marchent pieds nus depuis un temps immémorial. Les larges mains des fils de laboureurs qu'on oppose aux petites mains des races oisives, devraient être mesurées à la naissance, et non plus tard, lorsqu'elles ont subi la fluctuation de l'exercice ; et même si le fait était vrai, il pourrait être attribué à une sélection inconsciente des intellectuels, amenant corrélativement une diminution d'ossature. La transmission du sillon dorsal des Nautiles, citée par Hyatt, et mal comprise par la plupart des lamarckistes européens, n'est que le transfert à la loge initiale d'une dépression que Hyatt regarde comme la répétition de la gouttière produite sur la coquille par la pression réciproque des tours de spire (voir un excellent résumé dans Cope, *The primary factors*, etc., p. 405) ; du reste, lorsque la spire se déroule comme chez *Crioceras*, *Ancyloceras*, *Scaphites*, etc., elle ne garde naturellement aucune trace de la gouttière qui existe sur les tours en contact, et elle a une section parfaitement circulaire, ce qui montre une fois de plus que les effets mécaniques de la pression ne sont pas héréditaires.

tairement. Et puisque ce caractère acquis des parents n'était pas héréditaire, il est invraisemblable que le nouveau caractère acquis des descendants le puisse être. Alors que les zootechniciens attribuent les dissemblances morphologiques des races (comparez le Cheval de course au percheron, le Chameau de bât au méhari) aux différences dans le mode d'utilisation, nous dirons le contraire ; les dissemblances morpho-physiologiques ont été primaires, et ont suggéré à l'Homme des utilisations différentes ; il a fait ce qu'il a pu avec ces races ; par sélection il a accentué les dissemblances, et les méthodes zootechniques ont eu pour effet de pousser les fluctuations à leur extrême limite, dans le sens désiré.

Donc, lorsque le soma *seul* est modifié par un agent quelconque, le caractère somatique acquis ne paraît pas transmissible à la progéniture. Réciproquement, quand un caractère important, constaté chez un individu, ne se transmet pas du tout, il est permis de le regarder comme acquis. C'est le cas des Escargots sénestres, anomalie des plus rares (1 sur 26.000 *Helix pomatia*) ; les Escargots sénestres, accouplés entre eux, donnent uniquement des petits dextres (696 petits en réunissant les chiffres de Lang et de Künkel)[1], et ces petits dextres eux-mêmes ont à leur tour une progéniture uniquement dextre, sans aucun retour du caractère grand-parental. Cet exemple est d'autant plus intéressant que la sinistrorsité est acquise à une époque très précoce, sous une influence évidemment très rare, et néanmoins elle ne se transmet pas du tout. Si la sinistrorsité d'*Helix pomatia* est un caractère acquis, ailleurs, chez une autre espèce, elle peut être caractère germinal, c'est-à-dire une mutation rigoureusement héréditaire ; l'expérience seule permet de faire la distinction entre l'une et

1. Documents sur la sinistrorsité : Ancey, Quelques observations sur les Mollusques Gastéropodes sénestres de l'époque actuelle (*Bull. Scient. France Belg.*, 40, 1906, 187). — Künkel, Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken (*Zool. Anz.*, 26, 1903, 656). — Lang, Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergsschnecke (*Zool. Centralb.*, 4, 1897, 183).

l'autre inversion. Il est certain, par exemple, que les *Physa acuta*, *Fusus contrarius*, etc., qui sont normalement des espèces sénestres, descendent d'espèces dextres, qui ont présenté une *mutation* sénestre ; cette inversion est donc d'une toute autre essence que la fluctuation de l'*Helix pomatia*.

ÉTUDE SYNTHÉTIQUE DE LA VARIATION

Après l'analyse doit venir la synthèse, c'est-à-dire l'étude de la Variation globale, sans différencier la mutation de la fluctuation. Si on étudie méthodiquement de nombreux individus d'une même espèce, on constate aisément qu'ils présentent de petites ou de grandes différences de couleurs, de dimensions, etc.. qn'on appelle *variations*. Si l'on essaie de mettre un peu d'ordre dans le fouillis des documents, il semble que l'on peut établir deux grandes catégories suffisamment tranchées : les variations *continues* et les *discontinues*.

VARIATION DISCONTINUE

Les variations discontinues, qu'elles soient morphologiques, physiologiques ou psychiques, se définissent parce qu'elles sont plus ou moins rares et ne sont pas reliées au type normal par des intermédiaires évidents; on les désigne par divers noms imprécis et plus ou moins synonymes : variations fortes, sports, mutations[1], taxies, saltations, aberrations (Lépidoptères), anomalies, monstruosités. Il y en a sans doute dans le nombre qui sont des fluctuations non héritables, ce que l'expérience seule permet de reconnaître, et comme nous l'avons vu précédemment, une même variation forte (inversion des Gastropodes) peut être aussi bien une fluctuation qu'une mutation héréditaire.

1. Le mot de mutations n'est pas pris ici dans le sens exact que nous lui attribuons avec De Vries ; des variations tantôt très minimes, tantôt fortes, ont été appelées mutations par des paléontologistes ou des conchyologistes, qui ne se préoccupaient pas de savoir si elles étaient ou non transmissibles. Comme on l'a vu, nous appelons mutation *toute* variation héritable, forte ou faible.

Les variations discontinues sont innombrables, et des volumes entiers (Bateson, Schwalbe, Taruffi, etc.) sont consacrés à leur énumération. Nous en citerons au hasard quelques exemples remarquables :

Couleurs (fig. 51) : Des Coléoptères à élytres d'un bleu ou vert métallique ont des variants à élytres bronzées, violacées ou noires, vivant ensemble dans la même localité (*Carabus monilis, Phratora vitellinæ*) ; la Mante religieuse et la *Locusta*

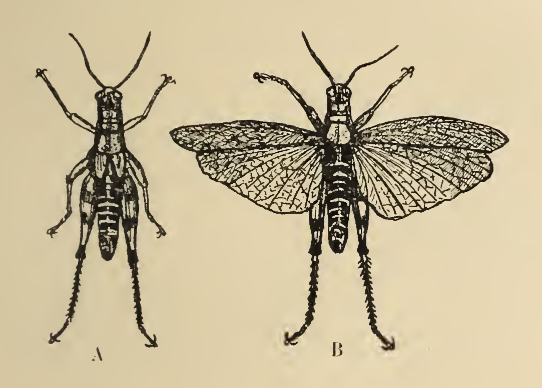


Fig. 55. — *Pezotettix pedestris* (Alpes et Pyrénées) : A, type normal brachyptère ; B, mutation macroptère, toujours très rare.

viridissima, vertes d'ordinaire, ont une variété couleur feuille morte vivant avec le type. On connaît chez beaucoup d'animaux des variétés mélaniques (Souris noire, Panthère noire de Java, *Helix*), des albinos (dans presque tous les groupes de Vertébrés), des isabelles (Souris jaune, Serin), des panachées (zones blanches sur fond de couleur) ; il y a aussi des virages du vert au bleu (*Melopsittacus undulatus*), des répartitions bizarres du pigment (Poule nègre qui a le conjonctif noir et les plumes blanches), etc.

Symétrie (fig. 52) : Parmi les Gastropodes à coquille enroulée comme celle de l'Escargot commun (dextre), on trouve très rarement des exemplaires sénestres, qui sont au type normal ce qu'est par rapport à un objet son image dans une glace ; on connaît aussi des individus *réverses* chez les Pois-

sons plats, chez l'Homme et chez le plus grand nombre des animaux bilatéraux mais non symétriques.

Appendices : Chez divers Orthoptères et Hémiptères, l'espèce est dimorphe au point de vue de la longueur des ailes ; il y a une forme brachyptère normale, et mélangée au type, une forme macroptère (fig. 55), toujours très rare (*Stenobothrus pratorum*, *Pezotettix pedestris*, *Tettix*, *Platycleis*, et, surtout dans le sud de la France, la Punaise *Pyrrhocoris apterus*). C'est le contraire chez *Stenobothrus variabilis* ; le type normal a des ailes longues, et la mutation, toujours rare, est brachyptère.



Fig. 56. — Tête de Mouton barbarin à 4 cornes (Algérie).

Il y a des Mammifères angoras (races de Chats, Chèvres, Lapins, Cobayes) et d'autres à peau absolument nue (races de Chevaux, Chiens du Pérou) ; les variations par excès (polydactylisme [fig. 38], mamelles surnuméraires, race algérienne de Moutons à 4 cornes [fig. 56], Échinodermes à 6 ou 7 rayons au lieu de 5, etc.), font pendant aux variations par défaut (absence de cornes chez des Moutons et des Bœufs, Moutons sans oreilles de Chine, Chats et Chiens sans queue, absence totale de membres chez un Mouton, Poules à cou nu, sans crête ou sans croupion), de même que le gigantisme s'oppose au nanisme.

Nous citerons encore le facies bouledogue des Chiens et des Bœufs ñatos (fig. 49), le facies basset des Chiens et des Moutons ancon, la soudure des phalanges chez des Porcs monodactyles de Roumanie, l'apparition de jumeaux chez l'Homme, l'occurrence de l'hermaphrodisme chez une espèce à sexes séparés, les particularités pathologiques (folie, hémophilie, surdi-mutité, tempérament goutteux, diabète, cécité des couleurs, etc.), l'allure de l'amble chez le Cheval, les variations psychiques comme les différents génies et les mille traits du caractère, etc.

VARIATION CONTINUE

Les variations continues sont celles qui présentent toutes sortes d'intermédiaires entre les variants extrêmes ; on les

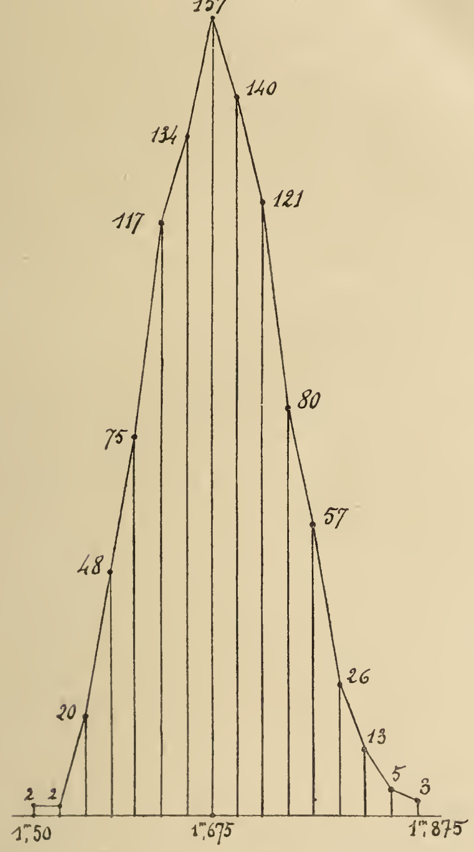


Fig. 57. — Polygone de fréquence pour la taille, établi sur 1000 soldats nord-américains mesurés par Quetelet ; les classes diffèrent entre elles de 25 millimètres (1 pouce anglais) ; le mode est de 1m,675 ; les chiffres portés aux angles du polygone donnent le nombre des hommes de chaque classe.

exprime graphiquement par des figures qui sont les *polygones de fréquence* ou *polygones de variation*.

Prenons pour exemple la stature de l'Homme, examinée sur

un certain nombre n d'individus adultes (fig. 57) : sur une ligne horizontale, on porte successivement les tailles, exprimées en centimètres, si l'on veut : ce sont les *classes*; sur cette ligne, on élève pour chaque taille une perpendiculaire ou ordonnée dont la longueur sera proportionnée au nombre des individus présentant cette dimension (*fréquence f*). En réunissant les extrémités des ordonnées, on obtient le polygone de fréquence.

On appelle *mode* la classe avec la plus grande fréquence, c'est-à-dire renfermant le plus grand nombre d'individus ; la *moyenne* A (du mot anglais *average*), est l'abscisse abaissée du centre de gravité du polygone de fréquence. On la calcule de la façon suivante : on multiplie la grandeur V de chaque classe par sa fréquence ; on additionne les produits et on divise la somme Σ par le nombre total des individus mesurés :

$$A = \frac{\Sigma (V \times f)}{n}.$$

Le polygone de fréquence peut être symétrique par rapport au mode, celui coïncidant alors avec la moyenne, ce qui veut dire qu'il y a autant de chances pour qu'il y ait variation en moins que variation en plus du type moyen ; ce polygone symétrique coïncide approximativement avec la courbe connue en mathématiques sous le nom de *courbe normale d'erreur*.

Plus fréquemment, le polygone de fréquence, au lieu d'être symétrique par rapport au mode, est plus ou moins asymétrique ; dans ce cas la moyenne ne coïncide pas avec le mode (par exemple : nombre de dents rostrales supérieures de *Palæmonetes varians*, nombre de bras chez l'Astérie *Crossaster papposus*).

Enfin le polygone, au lieu d'être *monomodal*, peut être *multimodal*, c'est-à-dire présenter deux ou plusieurs maxima (fig. 58) ; ces courbes très intéressantes indiquent que l'on opère sur un matériel hétérogène, qui renferme par exemple deux populations ou deux mutations mélangées, chacune ayant son

propre polygone de fréquence (exemples : longueur des pinces chez les mâles *Forficula auricularia,* longueur de la corne céphalique chez les mâles du Coléoptère *Xylotrupes gideon,* longueur des Paramécies d'une culture sauvage).

Les polygones de fréquence, qui ne sont qu'une commode expression graphique, peuvent correspondre à des phéno-

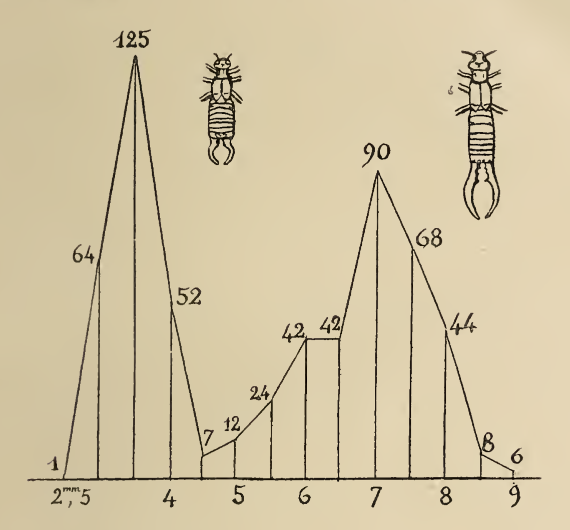


Fig. 58. — Polygone de fréquence bimodal établi pour les longueurs des pinces de 585 *Forficula auricularia* ♂, récoltés dans des îles de la côte anglaise où le nombre des ♂ *major* est particulièrement grand. Les chiffres portés sur la ligne horizontale donnent les longueurs en millimètres ; les chiffres aux extrémités des ordonnées donnent le nombre des individus de chaque classe.

En haut, mâles *major* et *minor* (d'après Bateson, *Materials for the study of variation*, 1894).

mènes très différents ; on pourrait en établir un qui traduirait les oscillations d'une mutation avec un grand élevage de Souris panachées, ou encore avec une population de Poissons rouges à queue double, qui montrerait tous les stades d'une mutation infixable; on obtiendrait un polygone analogue avec une lignée homozygote, qui aurait subi au hasard l'action d'un facteur ambiant variable, par exemple la taille d'Insectes plus ou moins bien nourris (fluctuation) ; on aurait encore un polygone semblable en étudiant la taille dans un groupement

national, mélange à tous les degrés de mutations échelonnées, chacune avec sa propre fluctuation ou oscillation.

L'exemple suivant fera bien comprendre comment une population qui présente une variation continue pour un caractère donné, peut être formée en réalité par des mutations discontinues, mais échelonnées plus ou moins régulièrement. Dans une colonie de Paramécies, prise à l'état libre [1], on rencontre tous les intermédiaires imaginables entre les plus grands et les plus petits individus (fig. 59) ; or, si l'on isole un individu quelconque, grand, moyen ou petit, et qu'on élève la *lignée pure* qui en provient par divisions successives, on constate que celle-ci est comprise entre deux limites définies, beaucoup moins distantes que les limites extrêmes de l'espèce collective ; tous les membres de la lignée, quand ils vivent dans les mêmes conditions, donnent une descendance qui dessine toujours le même petit polygone de fréquence avec son mode particulier ; on peut définir ainsi, dans l'espèce collective, un certain nombre de génotypes ou *biotypes* constants, séparés les uns des autres par de petites différences génotypiques, et présentant chacun sa fluctuation propre due au milieu : c'est l'ensemble de ces génotypes qui produit l'illusion d'une population parfaitement continue.

Chez les Métazoaires, il est plus difficile de démontrer l'existence des mutations échelonnées, puisqu'on ne peut pas élever de lignées pures à partir d'un individu unique, en raison de la nécessité de la fécondation croisée, mais on peut néanmoins les isoler par tâtonnements : les formes extrêmes de l'espèce collective fournissent facilement, après isolement, une descendance bien homozygote, qui constitue les lignées pures inférieure et supérieure ; quant aux formes moyennes, qui comprennent nécessairement les termes supérieurs des lignées inférieures, les termes inférieurs des lignées supérieures, et aussi les génotypes réellement moyens, il est beau-

1. Jennings (H.-S.), Heredity and Variation in the simplest organisms (*Amer. Natur.*, 43, 1909, 321).

coup plus long de les séparer à l'état de pureté. Il n'est pas douteux que dans l'espèce collective Homme, dont la taille est un caractère continu au premier chef, il y a un nombre

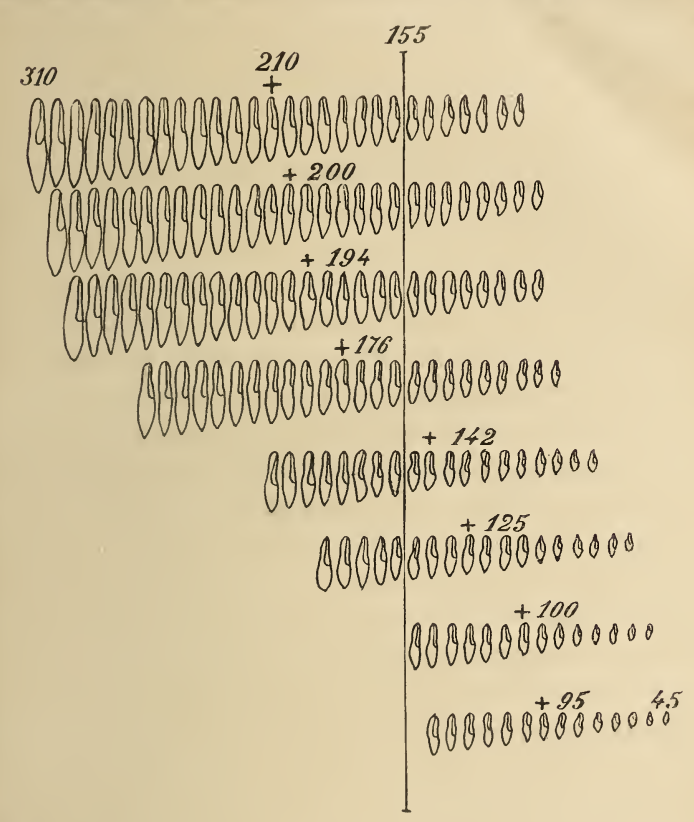


Fig. 59. — Diagramme de la constitution de l'espèce *Paramecium aurelia-caudatum* au point de vue de la taille. Elle comprend 8 races différentes dont chacune a sa moyenne propre (la croix indique l'individu moyen de chaque race) et sa fluctuation particulière. — La moyenne de l'espèce entière est indiquée par le trait vertical. Les chiffres indiquent les dimensions en microns (d'après Jennings, *Amer. Natur.*, 43, 1909).

considérable de génotypes discontinus (l'hérédité de la taille n'est pas contestable, et elle est surtout évidente dans les lignées extrêmes), dont les fluctuations se recouvrent de telle sorte que l'ensemble est continu; bien d'autres caractères continus, comme la réceptivité aux maladies, les variations

numériques, etc., sont également dus à la juxtaposition de mutations légères et échelonnées. L'espèce en apparence la plus homogène est en réalité une collection de lignées, différant légèrement les unes des autres et croisées entre elles dans tous les sens.

VARIATION DE PLACE

La *variation de place* est celle qui différencie des animaux de même espèce habitant des milieux quelque peu différents; ce qu'on appelle la *variation géographique* n'en est qu'un cas particulier. Cette variation de place reconnaît des causes multiples : 1° les populations peuvent ne pas être formées par les mêmes génotypes; 2° les différences de milieu peuvent influer sur le soma des individus et produire des fluctuations; 3° les deux causes de variations se superposent, ce qui est sans doute le cas le plus fréquent. Comme nous l'avons fait remarquer pour les espèces domestiques, il est des formes naturelles d'une remarquable stabilité (par exemple l'*Helix lapicida* qui habite cependant un domaine très étendu), et d'autres espèces d'un excessif polymorphisme; la connaissance de la variation de place permet de reconnaître les affinités là où elles étaient obscurcies par les dissemblances, et a conduit les taxinomistes modernes à réunir bien des espèces que leurs prédécesseurs séparaient, surtout dans les Trigles, les Labres, les Mollusques et Crustacés d'eau douce, etc. Là où un malacologiste comme Locard pulvérisait le genre en 251 espèces (Anodontes de France), on n'y voit plus maintenant que 2 espèces très variables, dont les mutations et les fluctuations se combinent pour donner toutes sortes de types qui peuvent vivre côte à côte, à tel point que dans un lot de 61 Anodontes recueillies dans la Seine, entre Rouen et Elbeuf, on peut en tirer 8 espèces à la manière de Locard et Bourguignat.

La variation de place permet aussi de comprendre pourquoi les animaux de groupes voisins ont dans certains milieux

un air de famille qui frappe : dans la région danubienne (Hongrie), les Porcs sont recouverts de soies frisées, les Oies d'un plumage frisé et les Moutons d'une longue laine ondulée avec cornes tirebouchonnées; en Asie Mineure, la Chèvre, le Chat et le Lapin sont angoras [1], à pelage long et un peu ondulé. La couleur gris fauve est commune, presque obligatoire chez les animaux désertiques, de même que le noir chez les animaux de montagne ; il y a des régions du globe où, on ne sait pourquoi, abondent des coquilles marines mélaniques (côte ouest de l'Amérique du Sud) tandis qu'ailleurs elles ont des teintes claires, ou bien des Gastropodes inversés, comme aux îles Sandwich.

Beaucoup d'espèces communes d'Invertébrés ou de Vertébrés (les Lièvres, les Loups, les Corneilles, etc.) fournissent d'excellents exemples de variation de place, si bien que leur détermination spécifique exacte est souvent d'une extrême difficulté; nous nous bornerons à en étudier quelques-uns, particulièrement célèbres.

Truites [2]. — La détermination des Truites d'Eurasie et de l'Amérique du Nord est encore inextricable, en raison de la multiplicité des noms qu'on leur a donnés, correspondant à une variation excessive de couleurs, de structure, de taille et de mœurs; aussi, renonçant à les séparer, on tend maintenant à rassembler en une seule espèce : la grande Truite saumonée d'Angleterre et des baies du nord de l'Europe (Truite de mer : *Salmo trutta*), qui remonte en eau douce pour pondre, la Truite dorée des estuaires, la Truite argentée de beaucoup de lacs de montagnes, qui ne descend plus à la mer (Truite de lac : *Salmo lacustris, levenensis*), la grande Truite noire de lac (*Salmo ferox*), la petite Truite de ruisseau (*Salmo fario*)

1. Angora ou Angourieh est une ville de la Turquie d'Asie, à étés très chauds et à hivers rigoureux, d'où proviennent, paraît-il, les mutations à longs poils de Chèvre et de Chat.

2. Jordan (D.-S.), The Loch Leven Trout in California (*Science*, 22, 1905, 714).

qui ne descend à la mer que tout à fait exceptionnellement. Il semble bien, en effet, que la plupart des différences que l'on relève entre ces formes ne sont que des fluctuations choromorphiques : de jeunes Truites du Loch Leven (*S. levenensis*) transportées dans des cours d'eau de Californie, ont donné, quelque neuf ans plus tard, des adultes parfaitement identiques au *Salmo fario* d'Angleterre, avec ses ocelles rouges et le bord orangé de la nageoire adipeuse, caractères qui manquent à la forme *levenensis;* on a obtenu en Australie de grands exemplaires de *Salmo ferox*, provenant d'œufs de *Salmo fario* du Hampshire ; des Truites de mer, isolées dans des lacs, sont devenues sédentaires; enfin, la coloration rose ou saumonée de la chair paraît bien en rapport avec une alimentation spéciale, et les Truites qui ne présentent pas ce caractère peuvent l'acquérir quand on les transplante dans des ruisseaux à faunule convenable.

Épinoches[1]. — L'Épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) est très indifférente aux conditions de salure, puisqu'on la trouve dans la mer du Nord et l'Atlantique au voisinage des côtes, dans l'eau douce et dans les eaux saumâtres et sursalées continentales; c'est une espèce également très variable quant à la taille et aux plaques osseuses qui revêtent les flancs, mais cette variation morphologique ne coïncide pas, comme on pourrait s'y attendre, avec le changement de milieu. Il y a (fig. 60) deux formes extrêmes : l'une, *trachurus*, a les flancs, depuis la tête jusqu'à la queue, couverts d'une cuirasse continue d'une trentaine de plaques; l'autre, *leiurus*, plus petite, a seulement quatre ou cinq plaques près de la tête; entre les deux, il y a quelques intermédiaires qu'on a dénommés *semiloricatus* et *semi-armatus*. Les deux formes extrêmes, qui paraissent de l'ordre des mutations, se fécondent entre elles, et leur progéniture renferme un mélange non encore défini de formes cuirassées et nues.

1. Regan, Species of three-spined Sticklebacks (*Ann. Nat. Hist.*, 4, 1909, 435).

Les deux formes *trachurus* et *leiurus* vivent ensemble dans beaucoup de pays du nord de l'Europe (Suède, Allemagne, Angleterre), ainsi qu'en Normandie, Anjou et Picardie, mais il semble que les *trachurus* et intermédiaires cuirassés prédo-

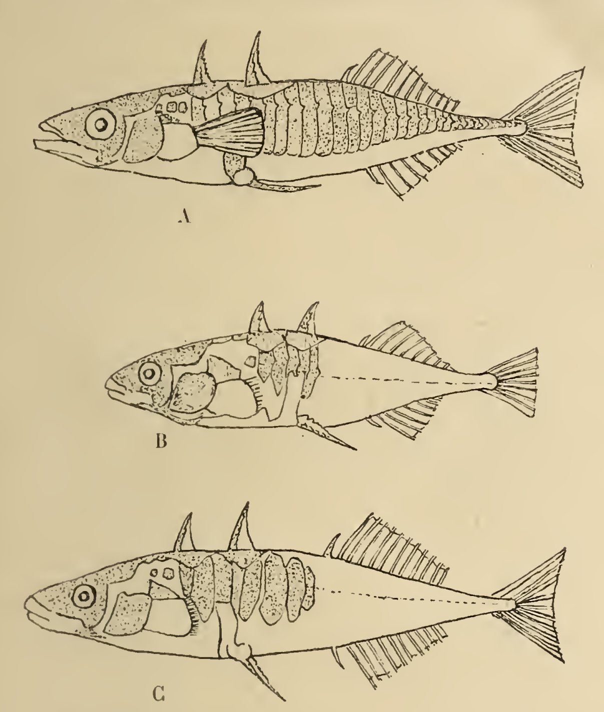


Fig. 60. — Variation de place de l'Epinoche (*Gasterosteus aculeatus*) : A, forme *trachurus*, dont les flancs sont entièrement recouverts de plaques osseuses ; B, forme *leiurus*, d'eau douce (Seine), à 5 ou 6 plaques ; C, forme des mares salées de Lorraine, de grande taille, à 10 plaques latérales.

minent de beaucoup : dans le golfe de Kiel, par exemple, il y a 90 p. 100 de *trachurus* et 10 p. 100 de *leiurus*. Dans le département du Nord, aux environs de Paris, dans l'est (de Nancy à Bâle), l'ouest (Roscoff), le sud-ouest (Arcachon, La Rochelle), le centre, le midi et en Italie, on ne connaît que la forme *leiurus*, trouvée dans l'eau douce, l'eau saumâtre ou la mer.

Les mares salées de Lorraine, qui ont été peuplées incontestablement par des *leiurus* provenant des ruisseaux d'eau

douce avoisinants, renferment des Épinoches de grande taille, ayant fréquemment des plaques plus nombreuses que le type (jusqu'à 10 plaques), ce qui indique une variation tendant, sans y atteindre, vers la forme *semi-armatus*.

Artemia salina[1]. — Ce Crustacé, dont les eaux très salées sont l'habitat normal, est une espèce cosmopolite qui varie

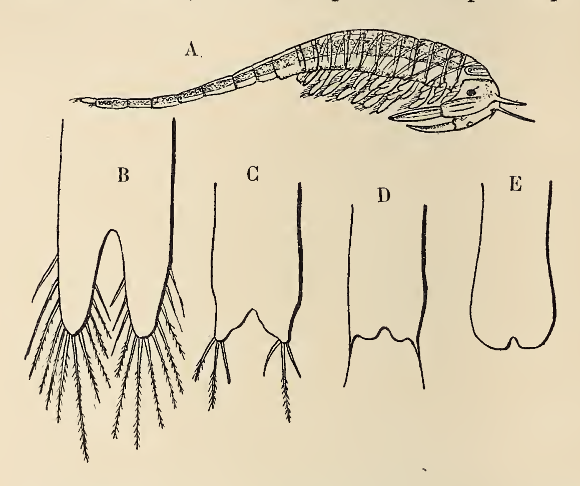


Fig. 61. — A, *Artemia salina* ♂ (long. 8 à 11 mm.). B à E, extrémités de l'abdomen avec lamelles caudales, observées chez des Artémies du lac de Kujalnik (Odessa), l'eau ayant une salure croissante : B, forme optima, l'eau marque 8° Baumé ; C, l'eau, 2 ans après, a atteint une concentration de 18° B. ; D, forme de passage entre le type et la variété *Milhauseni*, l'eau marquant 23°,5 ; E, l'eau marque 25°, et le sel commence à se déposer (d'après Schmankewitsch, *Zeit. f. wiss. Zool.*, 25 suppl., 1875).

beaucoup, tant par son mode de reproduction que pour les caractères morphologiques. La forme femelle type (fig. 61) a de grandes lamelles caudales, dont chacune porte jusqu'à 24 soies; la variété *arietina* a des lamelles un peu plus courtes, avec moins de soies; la variété *Milhauseni* a encore des lamelles plus réduites, mais tout à fait nues, et enfin la forme *köppeniana*, extrême, n'a plus d'appendices caudaux, et l'abdomen est simplement tronqué à son extrémité; les crochets

1. Bibliographie dans Artom, Osservazioni generali sull'Artemia salina Leach delle Saline di Cagliari (*Zool. Anz.*, 29, 1906, 284); divers travaux dans *Biologica Torino*, 1, 1906-1908.

des secondes antennes des mâles subissent dans les trois formes des modifications régressives analogues. Dans chaque localité, pour une concentration donnée de l'eau salée, il y a un polygone de fréquence particulier pour ce caractère des lamelles et pour d'autres, mais d'une façon générale, à mesure que la salinité de l'eau s'accroît par évaporation, le nombre des soies diminue, sans que cela soit parfaitement régulier. La fluctuation sous l'influence du sel se manifeste durant l'évolution de l'individu : en plaçant des œufs d'*Artemia salina*, type des eaux peu salées, dans des eaux à haute concentration, les Nauplius se développent en *A. Milhauseni*, et inversement en plaçant des œufs de *Milhauseni* dans des eaux peu salées, les Nauplius donnent de vraies *A. salina* (Artom).

Il y a aussi variation au point de vue sexuel : en Angleterre, à Odessa, à Cagliari, dans l'Utah, les mâles sont toujours présents et abondants, et au moins à Cagliari il n'y a pas de parthénogénèse : les œufs requièrent la fécondation pour se développer ; mais dans d'autres localités (France), les mâles sont très rares, à peine un ou deux pour des centaines de femelles ; aussi la parthénogénèse est-elle indispensable ; il semble qu'en rapport avec ces changements dans le mode de reproduction, il y ait des différences numériques dans le nombre des chromosomes : à Cagliari (reproduction uniquement sexuée), Artom trouve que $2\ N = 42$, tandis que la forme parthénogénétique de Capodistria a 84 ou 168 chromosomes.

Cardium edule, Limnea peregra[1]. — La coquille des Mollusques traduit avec fidélité les changements des milieux par ses variations de taille, de forme et d'épaisseur ; aussi peut-on trouver dans ce groupe, soit actuellement, soit en s'adressant aux fossiles, d'excellents exemples de variations de place.

1. Bateson. On some variations of Cardium edule apparently correlated to the conditions of life (*Phil. Trans. London*, 180 B, 1889, 297). — Coutagne, Recherches sur le polymorphisme des Mollusques de France (*Ann. Soc. Agric. Sc. Indust. Lyon*, 7e sér., 2 et 3, 1894-95).

Le commun *Cardium edule* présente le maximum de taille sur les côtes âpres d'Écosse et de Norvège, et par définition,

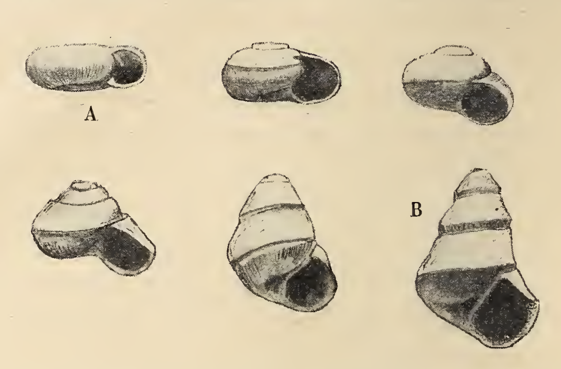


Fig. 62. — Planorbes du lac miocène de Steinheim : A, *Planorbis oxystomus ;* B, *Planorbis trochiformis* (d'après Hilgendorf, *Arch. f. Naturgesch.*, Beiheft, 67, 1901).

c'est là qu'il rencontre les conditions optima; la coquille devient plus petite, plus mince et moins ornée dans les eaux

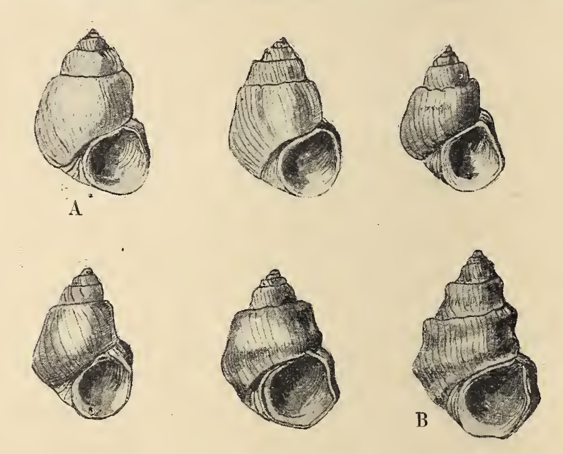


Fig. 63. — Paludines des dépôts levantins de l'île de Cos, montrant tous les intermédiaires entre *Paludina Brusinai* (A) lisse et *Paludina Forbesi* (B) ornée (d'après Neumayr, *Erdgeschichte*, 2, 1887).

dessalées des ports de la mer Noire, de la Baltique, du bassin d'Arcachon ; même amoindrissement lorsque l'animal vit dans des lacs salés qui s'évaporent graduellement, comme sur

les bords de la mer d'Aral et des lagunes près d'Alexandrie; à mesure que l'eau devient de plus en plus chargée de sels, la coquille devient régulièrement plus petite, plus mince, plus colorée et présente un léger allongement.

On peut noter des variations analogues pour nombre de Mollusques capables de vivre dans des milieux variés : *Limnea peregra*, dont le type considéré comme normal, c'est-à-dire répondant aux conditions optima, vit dans les eaux stagnantes ou peu courantes, est en général naine et à coquille mince (variété *lacustris*) dans les lacs de montagnes des Pyrénées, des Alpes, de la Grande-Bretagne, de l'Himalaya; de même dans les eaux chaudes, variété *thermalis* des Pyrénées et des Vosges, variété *geysericola* des geysers d'Islande, de même encore dans les eaux légèrement salées, variété *maritima* du voisinage de la mer et variété recueillie dans des marais saumâtres près de la mer d'Aral.

On peut rapprocher sans doute de la variation de place le cas célèbre des Planorbes multiformes du lac miocène de Steinheim (Wurtemberg)[1]; dans des couches se succédant sans lacunes, il y a un Planorbe extrêmement polymorphe dont on peut arranger les formes en séries généalogiques diverses; celle qui paraît la plus certaine est la série (fig. 62) qui va du *Planorbis trochiformis* fortement scalaire à un Planorbe enroulé tout à fait normal (*Pl. oxystomus*); les couches à *trochiformis* sont inférieures, la couche intermédiaire ne renferme que des types de passage, et les *oxystomus* sont en haut. Peut-être n'y a-t-il là que des fluctuations sériales en rapport avec le changement d'eaux primitivement chaudes et minéralisées.

Les Paludines des grands lacs d'eau douce de Slavonie[2], pendant le pliocène, ont fourni des sériations analogues à

1. Hilgendorf, Der Uebergang des Planorbis multiformis trochiformis, etc. (*Arch. f. Naturg.*, Beiheft, 67e ann., 1901, 331). — Walther (J.), *Geschichte der Erde und des Lebens*, Leipzig, 1908.

2. Neumayr, *Erdgeschichte*, Leipzig, 1887 (Bd 2, p. 534).

celles des Planorbes de Steinheim (fig. 63): elles ont probablement vécu dans une eau qui devenait de plus en plus riche en sels de calcium, favorisant l'accroissement de taille et l'épaississement de la coquille, sous forme de carènes et de tubercules, d'autant plus accentué que l'on s'élève plus haut dans la série des couches; cette explication chimique ou toute autre analogue est d'autant plus vraisemblable que le phéno-

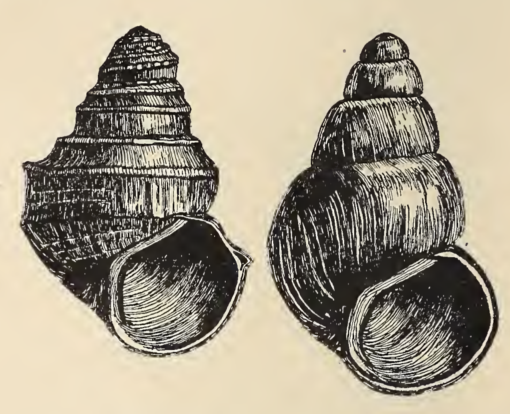


Fig. 64. — *Paludina Margeriana*, forme carénée et forme lisse, du lac de Tali-fou dans le Yunnan (sud de la Chine) (d'après Neumayr, *Erdgeschichte*, 2, 1887).

mène affecte non seulement les Paludines, mais presque tous les autres genres de Mollusques (*Melanopsis*, Néritines, Unios) de ces formations levantines. Les Paludines actuelles de la province du Yunnan (*Paludina Margeriana* du lac de Tali-fou, fig. 64), présentent des formes lisses et des formes carénées tout à fait comparables à celles des *Paludina Neumayri-Hornesi* du pliocène danubien, soit que ce lac, comme le pense Neumayr, soit le dernier des bassins pliocènes datant de l'époque levantine, soit qu'il y ait eu répétition des mêmes causes. C'est sans doute à des variations de place analogues que se rapportent ce que Waagen (1868) appelait des *mutations*, c'est-à-dire des variations très minimes, mais constantes, suivant une direction définie, observées sur une même espèce dans des niveaux géologiques successifs.

Ouvrages fondamentaux : Bateson, *Materials for the study of Variation*, London, 1894. — Johannsen, *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*, Iena, 1909.

Anomalies : Schwalbe, *Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere*, Iena, 1906. — Taruffi, *Storia della teratologia*, vol., Bologna, 1881.

LA SÉLECTION

SÉLECTION ARTIFICIELLE

Depuis les temps les plus reculés, l'Homme a eu recours à la sélection (du latin *selectio*, choix) pour améliorer ses races d'animaux domestiques ou en constituer de nouvelles. Parfois il a vu apparaître dans ses élevages des mutations fixes qui lui ont paru intéressantes, et il a constitué des races stables possédant le caractère mutatif, Bœufs et Moutons sans cornes, Chats et Chiens sans queue, Poules sans croupion, races polydactyles (Chiens de Saint-Bernard, Chiens de Brie, Poules Dorking et Houdan), Poules et Pigeons à pattes emplumées, Pigeon-Paon, Houdan à bosse encéphalique, races géantes ou naines de Chiens, de Chevaux et de Poules, bouledogues à face raccourcie et prognathe, Chiens bassets, Chiens d'arrêt, Souris valseuses, Pigeons boulants et culbutants, sans compter les innombrables mutations de couleurs, albinisme du Furet, xanthisme du Serin, mélanisme, etc.

Les méthodes à suivre pour obtenir deux individus homozygotes pour le déterminant du caractère désiré, qui pourront être la souche de la race stable, diffèrent, comme nous l'avons vu au chapitre des Mutations, suivant la nature dominée ou dominante du caractère nouveau; autant l'isolement est facile dans le premier cas, puisque tout mutant porteur du caractère est nécessairement homozygote, autant il peut être long et incertain dans le second, surtout quand la mutation est en rapport avec plusieurs déterminants; aussi beaucoup d'individus prétendus de race pure par les éleveurs n'en ont-ils que l'apparence (phénotypes) et en réalité sont des hétéro-

zygotes. Les croisements consanguins du mutant avec ses parents et avec ses frères ou sœurs, ont des chances de conduire, avec du temps et de la patience, à l'élimination des déterminants dominés. Dans le cas de mutations fixes, la sélection ne crée et ne modifie rien; c'est simplement une méthode d'isolement pour obtenir à l'état pur la formule génotypique convenable.

Quand il s'agit d'un caractère continu, comme la taille par exemple, qui doit son apparence de continuité à l'existence dans l'espèce d'un certain nombre de races ou mutations échelonnées, mais indépendantes, la sélection améliorera, mais ne créera rien de nouveau. Comme chaque race a son mode particulier, plus ou moins oscillant ou plus ou moins fluctuant, la sélection persévérante des plus grands individus de l'espèce amènera peu à peu à isoler la race supérieure, celle qui présente le plus haut mode de la population mêlée; une fois cette race ou lignée pure mise à part, la sélection systématique poursuivie à l'intérieur de celle-ci n'aura plus aucun effet; l'amélioration réalisée sera permanente, mais on ne pourra la dépasser. Si on sélectait les hommes les plus grands du monde entier, on arriverait fatalement, après un temps très long, à isoler une lignée d'Écossais du pays de Galloway, dont la taille moyenne est de 1^{m},79, à moins qu'il n'y ait, épars dans le monde, des cas de gigantisme héréditaire supérieurs à ce chiffre.

Nous avons vu, dans un chapitre antérieur, l'effet de la sélec tion sur les mutations oscillantes; cette fois, le déplacemen continu de la moyenne, dans le sens de la sélection, perme de réaliser des progrès extraordinaires, dont nous donneron plus loin des exemples; il y a une véritable orthogénèse d caractère sélecté, jusqu'à une limite extrêmement difficil sinon impossible, à dépasser, sans qu'on sache trop pourquo L'instabilité des races améliorées par sélection des meilleur oscillants est inévitable; quand on cesse de pratiquer u choix sévère, les oscillants supérieurs se mélangent aux osci

lants inférieurs, et l'on revient à un état intermédiaire, à peu près stable.

Enfin, quand la variation est de l'ordre des fluctuations, la sélection n'a aucun effet, comme le montre l'expérience suivante, due à Pearl : dans une race homogène de Poules, dont les différentes femelles pondaient un nombre d'œufs variable, jusqu'à 200 et plus, on choisit pour la reproduction les meilleures pondeuses, et les mâles fils des meilleures pondeuses; cependant il n'y eut aucune amélioration, même après neuf ans d'expérience. La race en question était probablement une lignée pure, jadis isolée, et les individus à fécondité maxima étaient de simples fluctuants, ne différant en rien au point de vue génotypique des individus moins favorisés.



Fig. 65. — Coq Phénix du Japon (imité de Doflein).

Orthogénèse déterminée par sélection. — Voici quelques exemples d'orthogénèse déterminée par sélection : la race des Coqs Phénix à longue queue de Corée et du Japon (fig. 65) a été créée depuis un siècle environ en prenant constamment comme reproducteurs les individus ayant la plus grande longueur des plumes

de la queue; actuellement, ces plumes, dont la croissance est continue pendant toute la vie de l'animal, atteignent couramment une longueur de près de 2 mètres, et parfois même jusqu'à 5 mètres, dépassant énormément les oscillations les plus extrêmes des plumes caudales dans les races ordinaires.

De 1796 à 1818, le Cheval trotteur anglais considéré comme le meilleur courait le mille (1.609 mètres) en 3 minutes environ; lorsque le « trotting » devint un sport très goûté en Amérique, l'on chercha à améliorer le record, à la fois par une sélection et un entraînement sévères des têtes de ligne, si bien qu'à la fin de 1824, le mille était couru en 2 min. 34 sec.; en 1848, le record tomba à 2 min. 29 sec.; en 1858, il était de 2 min. 24 sec.; en 1868, de 2 min. 17 sec.; en 1878, de 2 min. 13 sec., et en 1888, de 2 min. 8 sec., ce qui ne doit pas être loin de la limite; il y a actuellement plusieurs milliers de chevaux qui courent le mille en 2 min. 30 sec., chiffre qui était un record unique en 1848, et il y a plusieurs unités qui le courent en 2 min. 10 sec.

L'augmentation de la quantité de lait et de viande a présenté une amélioration comparable; bien entendu, les qualités sont non seulement maintenues à leur maximum par une sélection incessante, mais aussi par un régime approprié. Au XIVe siècle, en Angleterre, un Bœuf de quatre ans avait en moyenne un poids vif de 203 kilogrammes; dans le Limousin, en 1808, le poids moyen était de 300 kilogrammes, et en 1882, de 465 kilogrammes; il est aujourd'hui, paraît-il, de 700 kilogrammes, par suite de la création de races précoces à croissance rapide. Les brebis de Larzac, dont le lait sert à faire du fromage de Roquefort, donnaient en 1785 une quantité de lait suffisante pour faire 6 kilogrammes de fromage; actuellement ces brebis, à mamelles monstrueuses, en produisent assez pour en faire de 14 à 15 kilogrammes.

Comme ces qualités recherchées par les éleveurs sont non seulement maintenues à un haut degré par une sélection incessante, mais aussi poussées au maximum de fluctuation pos-

sible par l'entraînement et un régime approprié, la partie fluctuation, n'étant pas héréditaire, disparaît avec sa cause, et les animaux des plus belles races, lorsqu'ils sont mal soignés, ne tardent pas à « dégénérer » ; on peut citer comme exemples les animaux domestiques qui ont repris la vie libre, ou *marrons* (régression des mamelles des Vaches que l'on cesse le traire, dans l'Amérique du Sud).

Renseignements sur la sélection artificielle dans les *Traités de Zootechnie générale* de Cornevin (1891) et de Diffloth (1909). — Chevaux trotteurs, voir Cope, *The primary factors of organic evolution*, Chicago, 1904 (p. 427). — Poules pondeuses, Pearl et Surface, Is there a cumulative effect of selection? (*Zeit. f. induktive Abstammung*, 2, 1909, 257).

SÉLECTION NATURELLE

A l'état de nature, on sait qu'il y a dans chaque espèce une élimination considérable et constante, tant par les agents cosmiques que par les parasites et les carnassiers; elle porte en première ligne sur les œufs et les larves, ou sur les très jeunes animaux quand les débuts de l'évolution sont particulièrement protégés, et en seconde ligne sur les individus développés. Nous en donnerons plus loin (*Géographie Zoologique*) de nombreux exemples, et montrerons que la concurrence entre espèces et l'action éliminatrice des milieux sont les facteurs capitaux de la composition des faunes; personne ne doute de cette destruction massive. Darwin a eu l'idée géniale de la comparer à l'élimination qu'un éleveur pratique dans ses troupeaux afin de ne garder que les meilleurs individus, ou d'isoler une mutation qui l'intéresse; il a pensé que les individus qui présentaient un léger avantage ou variation favorable, avaient plus de chances de survivre que les autres, et il a tiré un parti considérable de cette *sélection naturelle* pour expliquer l'amélioration continuelle des espèces et les adaptations les plus parfaites des organes et des instincts utiles.

Sans aucun doute, à chaque génération, il y a une élimination rigoureuse et fatale des œufs monstrueux, des larves anormales, des adultes infirmes, de même qu'une armée en campagne perd dès les premiers jours les hommes les moins valides, incapables de supporter la fatigue; mais cette action incontestablement sélective ne porte que sur un nombre minime. Que sont les autres éliminés ? Ont-ils succombé par pur hasard, comme des soldats dans une bataille moderne, ou des voyageurs dans un déraillement ? Ou bien y-a-t-il quelque différence entre ceux qui meurent et ceux qui survivent?

Les observations, bien que maigrement démonstratives, sont plutôt favorables à la seconde alternative. Pour étudier l'effet de la sélection sur les variations continues, on a employé la méthode suivante : on établit pour une espèce des polygones de fréquence, et on les compare aux polygones correspondants établis plus tard pour la même espèce, après un événement déterminant une grande mortalité. C'est ainsi que Bumpus (1898) a examiné 136 Moineaux blessés ou tués par un ouragan, et les a comparés aux survivants; or, les premiers s'écartent plus ou moins du type moyen, parce qu'ils sont les plus longs ou les plus courts, avec la plus grande ou la plus petite envergure, la plus grosse ou la plus petite tête, le plus long fémur, le sternum et l'humérus le plus court; il semble donc que les Oiseaux qui ont résisté à la tempête n'ont pas été seulement favorisés par le hasard, mais aussi par la bonne moyenne de leur organisation.

Tower (1906) a comparé au point de vue des caractères globaux une population de Chrysomèles (*Leptinotarsa decemlineata*) avant et après la période d'hibernation, qui produit une mortalité considérable; les deux polygones de fréquence sont légèrement différents; il y a de préférence conservation des individus moyens, les variations extrêmes étant éliminées.

En somme, ces observations tendent à prouver que la sélection naturelle, pour une espèce adaptée faisant partie d'une

faune équilibrée, a un effet conservateur; ce sont les individus les plus rapprochés de la moyenne raciale qui ont le plus de chances d'être préservés jusqu'à l'époque de la reproduction; cette constatation s'accorde bien avec l'uniformité des espèces sauvages, ou des espèces domestiquées devenues marronnes, opposée à l'excessif polymorphisme des formes vraiment domestiques pour lesquelles il n'y a presque plus de sélection naturelle. Ce qui donne prise à la sélection, sans aucun doute, ce n'est pas tant tel ou tel caractère visible, mais quelque chose de plus intime et de beaucoup plus important, c'est-à-dire le pouvoir d'auto-régulation, qui joue le rôle capital dans la survie de l'individu et la persistance de l'espèce; quand on transporte en un nouveau milieu une population humaine ou animale, on sait qu'il y a tout d'abord une mortalité considérable; seuls résistent quelques individus dont le pouvoir d'auto-régulation est tel qu'ils peuvent prospérer dans le nouveau milieu, et ils lèguent cette propriété à leurs descendants. Et du même coup, sont sélectés indirectement tous les caractères corrélatifs avec cette résistance générale, et ils peuvent être nombreux (taille, longévité, couleur, etc); il s'établit alors un nouveau type racial, qui diffère de l'ancienne population non seulement par ses propriétés intimes, mais aussi par des caractères morphologiques, les seuls visibles.

La sélection naturelle chez l'Homme. — Le facteur capital de l'évolution de l'Homme, qui n'a plus à craindre le froid, la faim et les carnassiers, est la lutte contre la maladie; et bien que ses effets soient contrecarrés par la médecine, les hôpitaux, les institutions charitables, elle n'en exerce pas moins son action sélective. On a remarqué depuis longtemps que les habitants d'une contrée où sévit une maladie habituelle sont en général plus aptes à y résister que ceux d'une contrée indemne, soit que la maladie soit moins sévère dans le premier milieu, soit que le nombre des individus absolument immuns y soit plus considérable; l'Anglais qui émigre à la

côte ouest d'Afrique devient plus facilement victime de la malaria que le nègre, tandis que le nègre qui émigre en Angleterre contracte la tuberculose plus facilement que l'Anglais. Comme il n'y a pas d'immunité acquise pour ces maladies, puisqu'un tuberculeux guéri peut devenir à nouveau tuberculeux, il faut bien que cette immunité relative des habitants d'un pays contre les maladies habituelles soit l'effet de la sélection naturelle ; depuis des siècles, il y a eu survivance de ceux qui présentaient des variations innées favorables, de ceux qui étaient naturellement plus ou moins immuns, propriétés d'auto-défense qu'ils ont transmis à leurs descendants, tandis que les individus très réceptifs ont été éliminés sans merci ; il est possible que cette immunité innée soit renforcée par une immunité acquise par chaque individu, habitué dès son enfance à de petites infections répétées qui le vaccinent. C'est grâce à cette évolution que diverses races peuvent habiter des régions très malariques comme la côte d'Afrique, comme cette bande marécageuse de l'Inde connue sous le nom de Teraï, où il est impossible à des races non autochtones de séjourner d'une façon continue.

Les populations indigènes de l'Amérique du Sud et du Nord, des îles adjacentes, de l'Australie et des îles du Pacifique (Tahiti, Nouvelle-Calédonie), des îles Andaman, éparses et nomades, n'ont pas subi cette évolution sélective contre la petite vérole, la rougeole, la scarlatine, l'influenza, la tuberculose; aussi, quand ces maladies furent importées par les conquérants, colons et missionnaires, elles firent des hécatombes : les Caraïbes de Cuba et Saint-Domingue, et les Tasmaniens s'éteignirent, et il en sera bientôt de même pour les Peaux-Rouges, les Polynésiens, Australiens et Maoris, surtout si on continue à leur imposer un mode de vie concentré qui les expose d'autant plus aux contagions.

Les intoxications chroniques, dues à l'alcool, à l'opium et à un moindre degré au haschich (chanvre) et au tabac, sont sans doute comparables, au point de vue biologique, à une

maladie lente comme la tuberculose; on sait du reste que l'alcool a joué un rôle important dans la disparition de certaines races (Peaux-Rouges, Polynésiens); d'après une statistique anglaise, sur 7 morts d'adultes au-dessus de 24 ans, à Londres, il y en a *une* qui est causée directement ou indirectement par l'intempérance. Mais il est bien difficile de dire quel est l'effet de ces intoxications sur l'évolution de l'Homme; assurément, les grands buveurs meurent plus jeunes, en moyenne, que ceux qui font un usage modéré des boissons alcooliques, et leur descendance est fortement diminuée par la mortinatalité et la moindre résistance qu'elle offre aux infections; mais s'ensuit-il de là que la sélection naturelle élimine les individus disposés à boire, et épargne ceux qui de naissance sont déterminés à être sobres, si bien qu'un peuple voué à l'ivrognerie choisit la meilleure route qui soit, pour devenir tempérant? C'est bien peu probable, et il y a au contraire toute chance, comme nous le verrons au Chapitre de la *Panmixie,* pour que l'intoxication alcoolique chronique provoque la dégénérescence de la race.

La sélection qui porte obscurément sur le pouvoir d'autorégulation explique l'élimination lente, mais certaine, du type blond chez les Européens qui vont peupler les régions chaudes (Allemands aux tropiques), du type nègre ou foncé dans les régions froides d'Asie, des mulâtres clairs aux Antilles; c'est le facteur qui maintient le type racial en maints pays, malgré des immigrations répétées de races étrangères.

Etudes statistiques sur les effets de la sélection naturelle : Bumpus, The elimination of the unfit as illustrated by the introduced Sparrow (*Biol. Lect. marine Biol. Laborat. Woods Holl*, Boston, 1898, 209; résumé dans *Revue Scient.*, 36, 1899, 502). — Crampton, Variation and elimination in Philosamia cynthia (*Biometrika*, 3, 1904, 113). — Weldon, An attempt to mesure the death rate due to the selective destruction of Carcinus mœnas, etc. (*Proc. roy. Soc. London*, 57, 1895, 360; correction dans *Nature*, 58, 1898, 499). — Cunningham, Prof. Weldon's evidence of the operation of natural selection (*Nat. Science*, 14, 1899, 38). — Tower, An inves-

tigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa (*Carnegie Inst. of Washington*, n° 48, 1906).

Sélection chez l'Homme : Reid (A.), *The laws of Heredity*, London, 1910.

SUBSTITUTION

Nous avons vu précédemment (page 168) que certains individus d'espèces sensibles, soumis à des conditions nouvelles de milieu, entrent en mutation, ce qui produit d'abord un nombre infime de mutants ; on peut penser que si les mêmes causes continuent à exercer leur action, il y aura d'autres apparitions de mutants. *S'il en est ainsi*, même s'il n'y a entre le type ancien et la mutation aucune différence donnant prise à la sélection, si l'un et l'autre sont bien adaptés au milieu, la mutation, au bout d'une période suffisamment longue, se *substituera* au type normal. C'est peut-être un processus important de modification spécifique.

Considérons une espèce en équilibre, c'est-à-dire dont le nombre N d'individus reste à peu près constant bon an mal an, qui vient d'entrer en période de mutation : les N individus forment a cellules sexuelles normales du type A, et b cellules sexuelles renfermant la mutation (type B), b étant un nombre très petit par rapport à a. Si les accouplements se font tout à fait au hasard, les cellules mâles qui sont dans les rapports $\frac{a}{N}$ et $\frac{b}{N}$ rencontreront des cellules femelles dans les mêmes rapports et il se formera les trois combinaisons mendéliennes dans les rapports suivants :

$$\frac{a}{N} \times \frac{a}{N} = \frac{a^2}{N^2}$$

$$2\left(\frac{a}{N} \times \frac{b}{N}\right) = \frac{2\,ab}{N^2}$$

$$\frac{b}{N} \times \frac{b}{N} = \frac{b^2}{N^2}$$

c'est-à-dire que les nombres des normaux, hétérozygotes et mutants, seront entre eux comme les valeurs a^2, $2\,ab$ et b^2 ; il est facile de démontrer que si rien ne change, ce rapport restera désormais constant dans les générations suivantes ; il est

bien entendu que les hétérozygotes *ab* seront confondus avec les A ou avec des B, suivant les relations de dominance des deux déterminants.

Ceci posé, admettons que le type normal donne naissance à de nouveaux mutants, c'est-à-dire qu'au lieu de former exclusivement des cellules sexuelles à déterminants de A, quelques-unes renferment la mutation B, soit une fraction λ du nombre total des cellules, qui peut être appelée le *coefficient de mutation*. Après cette nouvelle période de mutation, disjonction des déterminants, et reproduction libre, la population comprendra un peu moins d'individus A et un peu plus d'individus B, soit $\frac{a^2(1-\lambda)^2}{N}$ du type A, au lieu de a^2. Si le même état de choses continue, on aura à la 3e apparition de mutants B, encore un peu moins d'individus du type A, soit $\frac{a^2(1-\lambda)^4}{N}$, et à la $(n+1)^e$ période, $\frac{a^2(1-\lambda)^{2n}}{N}$. Or, quand n croît indéfiniment, le nombre $(1-\lambda)^{2n}$ tend vers zéro, $1-\lambda$ étant plus petit que 1 ; la population des A finira donc par s'annuler. C'est ce qu'a exprimé Delbœuf (1877) dans la proposition suivante : *du moment qu'une cause constante fait varier un type, dans une proportion aussi faible que l'on voudra, les variations finissent par lui disputer victorieusement la place ;* ce que Baron a traduit sous cette forme pittoresque : si l'on introduit périodiquement un blanc dans une île peuplée de noirs, on arrivera à transformer pratiquement les noirs en blancs, si éloignées que soient les introductions.

Il est bien évident que la substitution est retardée ou annulée si les mutants ont un désavantage quelconque sur le type, et qu'elle est activée dans le cas contraire ; en fait, le processus de substitution n'est pas séparable des effets de la sélection.

Il y a quelques cas d'extension de mutations qui peuvent être expliqués par la coopération de ces deux facteurs : ainsi, il a apparu dans le nord de l'Angleterre, vers 1845, une variété du Papillon *Amphidasis betularia*, caractérisée par la colora-

tion des ailes et du corps, presque noirs au lieu d'être blanc piqueté de noir ; cette variété *Doubledayaria,* qui vit sur les mêmes plantes que le type, le supplante et s'étend en surface; elle a passé dans les régions humides de la France septentrionale, en Hollande, en Belgique et en Silésie.

La Souris (*Mus musculus*), le Rat noir (*Mus rattus*) et le Surmulot (*Mus norvegicus*) sont connus à l'état sauvage sous deux formes, l'une unicolore, grise, gris brune ou noire, et l'autre bicolore, à dos gris et à ventre blanc, sans qu'il soit possible de dire laquelle des deux formes est le type ancestral. Pour la Souris, la forme unicolore est de beaucoup la plus fréquente, l'autre est une rareté signalée dans certaines localités (Italie) ; pour *Mus rattus* la forme unicolore est aussi la plus commune dans l'Europe tempérée et froide, mais on rencontre parfois en même temps la bicolore, connue sous le nom de *Mus alexandrinus* (Anjou, Suisse, Stuttgart), qui est le type normal du Rat dans la région chaude de l'Europe (Turquie, Italie méridionale, Espagne), ainsi qu'en Égypte. Enfin pour le Surmulot, le type au contraire est la forme bicolore et la mutation noire est très rare ; cependant on a signalé au Muséum de Paris, à partir de 1852, un remplacement graduel et partiel du Surmulot banal par sa forme « nègre » (qu atteignit en 1872 1/5, et en 1906, 1/3 du nombre total). On peu se demander, pour les deux premières espèces, si le type pri mitif n'est pas la forme bicolore venant du sud, à laquell dans le nord s'est substituée complètement la forme unico lore; le processus commencerait à peine pour le Surmulot et il n'aurait pas débuté pour le Mulot (*Mus sylvaticus*) don on ne connaît qu'une forme à ventre blanc.

Le Hamster (*Cricetus frumentarius*) prêterait à une remarqu analogue ; il y a des localités (gouvernement de Kasan, e Russie) où l'on ne trouve que des Hamsters noirs à l'exclusio du type normal bicolore. Enfin le Renne gris habituel a donn une mutation blanche qui est beaucoup plus fréquente dar les troupeaux de Rennes de l'île Kolgujew que dans ceux d

la terre ferme ; on tient du reste les Rennes blancs pour plus vigoureux que les autres.

Loi de Delbœuf : bibliographie complète dans Houssay, Quelques remarques sur les lois de l'évolution (*Bull. Scient. France Belg.*, 24, 1892, 130). — Delage, *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité, et les grands problèmes de la Biologie générale*, 2e éd., Paris, 1903.

Amphidasis Doubledayaria : Bateson, On progress in the study of variation (*Science Progress*, 2, 1897, 53). — Muridés : bibliographie dans Hamy, Sur la variété nègre du Mus decumanus observée au Muséum de Paris (*Bull. Muséum Paris*, 12, 1906, 87). — Shitkow, Über einige Fälle von Variabilität höherer Wirbeltiere (*Zool. Jahrb. Syst.*, 25, 1907, 268).

PANMIXIE

Ce terme, du à Weismann (de πᾶν, tout, et μῖξις, mélange), est synonyme de cessation de sélection. Il peut arriver, par suite d'un changement dans le mode de vie, qu'un organe jusque-là essentiel devienne sans emploi ; les variations défectueuses de cet organe, qui auraient jadis entraîné la mort des individus qui les présentaient, ne sont plus éliminées, et il en résulte la conservation de mutations fixes ou oscillantes qui se mélangent au type normal. Par exemple, il est certain que les albinos, mutants qui apparaissent de temps à autre chez les Oiseaux et Mammifères sauvages, sont rapidement éliminés par les carnassiers parce que plus visibles, et peut-être aussi pour d'autres raisons corrélatives (vivacité et rusticité moins grandes) ; on a pu suivre plusieurs années des familles d'Oiseaux productrices d'albinos, et on a constaté que ces derniers disparaissaient bien vite, sans laisser de progéniture. Or, chez un animal souterrain comme la Taupe, l'albinisme n'a plus d'inconvénients et peut se perpétuer; aussi trouve-t-on très fréquemment des Taupes albinos à l'état adulte, mélangées aux individus normaux, alors qu'ailleurs la mutation albine est une insigne rareté. C'est l'effet de la panmixie.

La conservation par l'Homme d'innombrables races domes-

tiques, qui ne vivraient pas une semaine à l'état de nature (animaux d'ornement, animaux gras), peut être mis en parallèle avec la conservation naturelle des albinos chez la Taupe.

C'est surtout chez l'Homme civilisé qu'il y a panmixie pour beaucoup d'organes qui ne donnent plus prise à la sélection : on ne conçoit pas à l'état sauvage des hommes qui seraient myopes, boiteux ou bossus, ou des femmes incapables d'allaiter longtemps leurs enfants ; assurément les uns et les autres n'auraient guère de chances d'avoir des descendants, tandis qu'il n'y a maintenant qu'un petit inconvénient à avoir des yeux médiocres ou des glandes mammaires à fonctionnement insuffisant ; les variants défectueux sont conservés, reproduisent et lèguent leurs tares, de telle sorte que les populations citadines comptent maintenant un nombre considérable de myopes et d'hypermétropes, de chauves, d'individus à mauvaises dents, de femmes incapables d'allaiter[1], etc. La conservation des moins aptes, qui fut le but des sociétés humaines dès leur aurore, se paie par l'amoindrissement de la race ; et si l'on arrive à guérir ou à supprimer la tuberculose, qui est encore un grand agent sélectif, il est bien possible que le résultat final soit un léger abaissement de la vigueur des classes protégées. Ne semble-t-il pas, dans l'histoire de l'humanité, que les peuples riches, à civilisation raffinée, ont toujours été vaincus par des populations pauvres et rudes, à grande natalité, fortement sélectées ?

En somme, autant qu'on peut en juger par ce qui se passe dans l'espèce humaine, le processus de panmixie a pour effet rapide de faire baisser la valeur physiologique des organes qui se trouvent à l'abri de la sélection, mais non pas d'une façon uniforme pour tous les individus ; il se traduit plutôt par une variabilité très grande dans la structure anatomique et la valeur fonctionnelle.

1. Suivant les statistiques, il y a en Allemagne de 10 à 30 p. 100 de femmes incapables d'allaiter (Von Bunge, *De l'impuissance croissante des femmes à allaiter leurs enfants*, Paris, 1900).

SÉLECTION SEXUELLE

Dans beaucoup de groupes du Règne animal, notamment chez les Insectes et les Vertébrés, lorsque les femelles sont en nombre égal ou inférieur à celui des mâles, il y a concurrence entre ces derniers ; ils se livrent souvent des combats, comme chez des Insectes (*Lucanus cervus, Gryllus campestris*), des Poissons (Épinoche, Saumon), des Lézards (*Anolis*), des Oiseaux (Combattants, Coq, Paon, Caille, Canard, etc), des Mammifères (Phoque, Cerf, etc) ; beaucoup d'Oiseaux mâles, en particulier, cherchent à attirer l'attention des femelles en se livrant devant elles à des danses souvent bouffonnes, sur des emplacements préparés (Balz des Coqs de Bruyère, terrain de bal des *Rupicola crocea*), ou bien en étalant leurs ornements (la roue du Paon, de l'Argus et du Dindon), dont la perfection de dessin et l'éclat des couleurs rivalisent parfois avec les plus merveilleuses créations humaines.

D'une façon générale, les mâles acceptent n'importe quelle femelle, et il est rare qu'ils manifestent des préférences ; cependant les Coqs, dit-on, aiment mieux les jeunes poules que les vieilles, et il y a parfois des étalons et des taureaux qui refusent obstinément de s'accoupler avec certaines femelles. Les femelles manifestent assez souvent des préférences, après que les mâles se sont battus ou ont paradé devant elles, mais ce n'est pas nécessairement le vainqueur qui est couronné; parfois, comme la femelle du Cerf commun, elles profitent des combats pour s'enfuir et s'accoupler avec quelque autre mâle; il est connu que les Chiennes et les Pigeonnes s'éprennent vivement de certains mâles et en éloignent d'autres. Mais ces caprices paraissent dépendre d'une excitation sexuelle globale, et il est invraisemblable que les femelles perçoivent entre les concurrents des différences esthétiques portant sur la beauté et la couleur des ornements, comme l'avait supposé Darwin ; tout juste concevable pour les animaux

les plus élevés, comme les Oiseaux et les Mammifères, il est certain que l'hypothèse n'est pas valable pour les Insectes : des Papillons mâles dont les ailes sont très abîmées (*Vanessa antiopa, Diadema bolina*, *Bombyx mori*), copulent tout aussi bien que les plus frais, ainsi que des mâles dont les ailes ont été artificiellement teintes en rouge ou en vert (expérience de Mayer et Soule sur *Callosamia promethea* à ailes noires) ; il en est encore de même pour des mâles (de *Callosamia*), dont les ailes noires ont été recouvertes des ailes brunes de la femelle, ce qui change tout à fait leur aspect.

Si, parfois, comme on l'a observé pour la Perche naine (*Etheostoma cœruleum*) dont les mâles en habit de noce ont une brillante parure bleue et écarlate, ce sont les mâles les plus brillants qui s'accouplent un peu plus souvent que les autres, cela tient non pas à un choix des femelles, mais parce que ces mâles sont plus vieux et plus forts que les moins brillants. C'est pour une raison analogue que l'Araignée *Astia vittata* femelle choisit, entre ses deux sortes de mâles, la variété *niger*, plus ornée, plus différente d'elle-même, et plus ardente, dit Peckham.

Mais s'il est impossible d'admettre le choix esthétique par les femelles, il n'en existe pas moins une sélection sexuelle ; de tout temps, ce sont les mâles les plus ardents, les plus vigoureux, les mieux doués au point de vue des organes sensitifs et locomoteurs, les plus excitants, qui ont réussi le mieux et le plus tôt à séduire les femelles et à écarter leurs rivaux ; par suite ils ont le plus de chances de laisser une nombreuse progéniture. Mais il est presque certain qu'il y a quelque corrélation entre l'ardeur génitale du mâle et le développement des autres caractères sexuels, tels que la coloration et les ornements ; l'un et l'autre sont déterminés par les mêmes hormones et le fait que les cellules somatiques ont aussi un sexe ; on conçoit alors qu'il y a eu au cours des âges, non seulement une sélection conservatrice banale qui a éliminé les mâles les plus faibles et les femelles mal constituées, mais de

plus une orthosélection spéciale qui a favorisé les mâles les plus mâles, si on peut s'exprimer ainsi ; elle est comparable à la sélection artificielle qui déplace la moyenne des mutations oscillantes. Il a pu y avoir évolution dans une certaine direction, et c'est probablement à cette orthogénèse que l'on doit la splendide parure du Paon, les bois magnifiques des Cervidés, peut-être bien aussi certaines facultés de l'Homme. Cette évolution s'arrête lorsque les organes sexuels tardifs acquièrent un tel développement qu'ils compromettent gravement la vie de l'animal qui les porte.

Dans les cas, du reste très rares, où c'est la femelle qui est querelleuse et bruyante (*Turnix*, Emeus), le mâle étant tranquille et passif, on comprend qu'il y ait aussi inversion des caractères tardifs, et que les mâles, qui remplissent du reste les devoirs de l'incubation, aient des couleurs plus ternes et une taille moins grande que celle des femelles.

Discussion des théories de Darwin, Wallace, Cunningham sur la sélection sexuelle dans Morgan, *Evolution and Adaptation*, New York, 1903 ; et *Experimental Zoology*, New York. 1907.

Lameere, L'évolution des ornements sexuels (*Bull. Acad. roy. Belgique, Sc.*, 1904, 1327). — Mayer, On the mating instinct in Moths (*Ann. Mag. nat. Hist.*, 5, 1900, 183). — Mayer et Soule, Some reactions of caterpillars and moths (*Journ. exp. Zool.*, 3, 1906, 415). — Bibliographie pour Araignées : Montgomery, The significance of the courtship and secondary sexual characters in Araneads (*Amer. Natur.*, 44, 1910, 151). — Reeves, The breeding habits of the Rainbow darter, etc. (*Biol. Bull.*, 14, 1907, 35).

QUATRIÈME PARTIE

LE PEUPLEMENT DE LA TERRE

GÉONÉMIE[1]

Chaque espèce actuelle a son aire de dispersion, plus ou moins vaste, déterminée par les conditions nécessaires de l'existence, comme la nourriture, le climat, la nature du sol, par des conditions biologiques, qui sont les interrelations équilibrées avec les ennemis et parasites, et enfin par l'histoire géologique des aires de dispersion antérieures à notre temps. Si les deux premières conditions sont précises et compliquées, l'aire peut être extrêmement petite, et il suffira d'un minime changement pour que l'espèce disparaisse définitivement; si elles sont quelque peu banales, l'aire de répartition peut être vaste et l'espèce plus ou moins cosmopolite.

Les conditions actuelles, déterminantes de l'aire géographique d'une espèce donnée, sont toujours très nombreuses, mais il en est qui paraissent dominantes: telle espèce, assez indifférente à la température, s'étend dans tous les points où elle trouve une abondante nourriture; par exemple le Tigre (*Felis tigris*), qui paraît si caractéristique de l'Inde brûlante, remonte jusqu'en Transbaïkalie, en Sibérie, dans la vallée de l'Amour jusqu'au 53° lat. N., dans les forêts au nord de la Mongolie, sur les hauts plateaux du Thibet, partout où des

1. De γῆ, terre, et νέμειν, distribuer.

forêts abritent des Sangliers et des Cerfs, sa longue fourrure hivernale lui permettant de résister au froid.

Telle autre espèce est limitée non pas par la plante dont elle se nourrit, mais par des conditions de température, peut-être par des extrêmes climatiques ou des pluies; le grand Paon de nuit (*Saturnia pyri*), dont la chenille se nourrit surtout des feuilles du Poirier, plus rarement de celles du Pommier, de l'Abricotier ou de l'Amandier, s'étend, comme le montre la carte (fig. 71), en Eurasie et dans l'Afrique du nord, mais ne se montre pas dans une partie de la Bretagne et de la Normandie, non plus qu'en Alsace, Suisse, Bavière, etc.; son habitat est compris entre — 26 mètres (bord de la mer Caspienne) et +1.450 mètres d'altitude, de sorte que les hautes chaînes de montagnes de la Suisse et du Tyrol l'arrêtent complètement; or, les arbres de nourriture remontent bien plus haut dans le nord, puisqu'il y a encore des Poiriers à Trondhjem en Norvège.

Il suffit d'une variation dans les conditions déterminantes majeures pour que l'aire s'étende ou se contracte; dans nos climats, quelques années chaudes permettent aux animaux méridionaux de s'avancer vers le nord; c'est ainsi que *Mantis religiosa*, depuis 1905, s'est établie et se reproduit en Lorraine où on ne l'avait jamais rencontrée. Un très minime changement corrélatif avec une plante nourricière peut amener un accroissement d'habitat : une plante tropicale, le *Solanum rostratum,* fut introduite dans le Texas, le Nouveau-Mexique et une partie de l'Arizona, peut-être par les voyageurs espagnols et les trafiquants; de là elle s'étendit dans le nord jusqu'à la frontière canadienne, peut-être par l'intermédiaire des Bisons, transportant les fruits attachés à leurs poils; une Chrysomèle, *Leptinotarsa decemlineata*, suivit la plante dans sa migration, et en 1823, sa limite orientale était marquée par le Nebraska, le Texas et le Kansas. Mais, vers 1845 ou 1850, des planteurs de la vallée du Mississipi introduisent la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*) à la limite Est du

Leptinotarsa; l'Insecte s'adapte à la nouvelle plante et dès lors se propage dans tous les sens, aidé dans son vol par le vent, si bien que depuis 1859, il gagne la partie Est de l'Amérique jusqu'à la côte atlantique et le Canada au nord jusqu'à Québec. Introduit en Europe par des vaisseaux (Angleterre, Suède, Allemagne, Pyrénées), il n'a pu parvenir jusqu'ici à s'y installer définitivement, et ses colonies ont été promptement exterminées.

L'aire peut être limitée par des obstacles naturels, montagnes ou eau, de sorte que l'espèce est cantonnée dans un certain territoire, surtout si elle ne peut voler, bien qu'ailleurs elle pourrait rencontrer d'excellentes conditions de vie. Si, par hasard, elle est transportée au delà de ces obstacles par l'Homme (marchandises, bateaux), par des courants (bois flottés), ou tout autre procédé, elle peut peupler d'autres pays. C'est ainsi qu'il y a eu, surtout dans le sens Europe-Amérique, de nombreux et souvent regrettables échanges de faune entre l'Amérique du Nord et l'Europe, qui ont à peu près les mêmes conditions climatiques.

L'aire de dispersion d'un genre ou d'une famille a varié bien des fois, sans doute, depuis l'apparition de la forme souche jusqu'à l'époque actuelle; théoriquement, on peut se proposer, en reconstituant dans le passé et le présent les aires et les routes de dispersion, de découvrir dans quelle région a apparu la forme primitive et comment elle a rayonné; c'est une recherche extrêmement difficile, vu l'imperfection des documents paléontologiques et de la géonémie actuelle. Néanmoins, ces tentatives, si imparfaites qu'elles puissent être, nous apprennent que les groupes sont nés dans une certaine région (centre de radiation adaptative d'Osborn), qu'ils s'y multiplient, puis s'irradient à partir de ce centre en semant des espèces sur leur route : par exemple, les Proboscidiens ont apparu quelque part en Afrique, à l'époque éocène; de là ils se sont répandus en Eurasie, puis dans l'Amérique du Nord, en passant par un pont septentrional la reliant avec l'Eurasie,

puis dans l'Amérique du Sud jusqu'en Argentine ; mais ils n'ont pu parvenir dans certaines îles, comme Madagascar, l'Australie, l'archipel polynésien. Actuellement, il n'y a plus

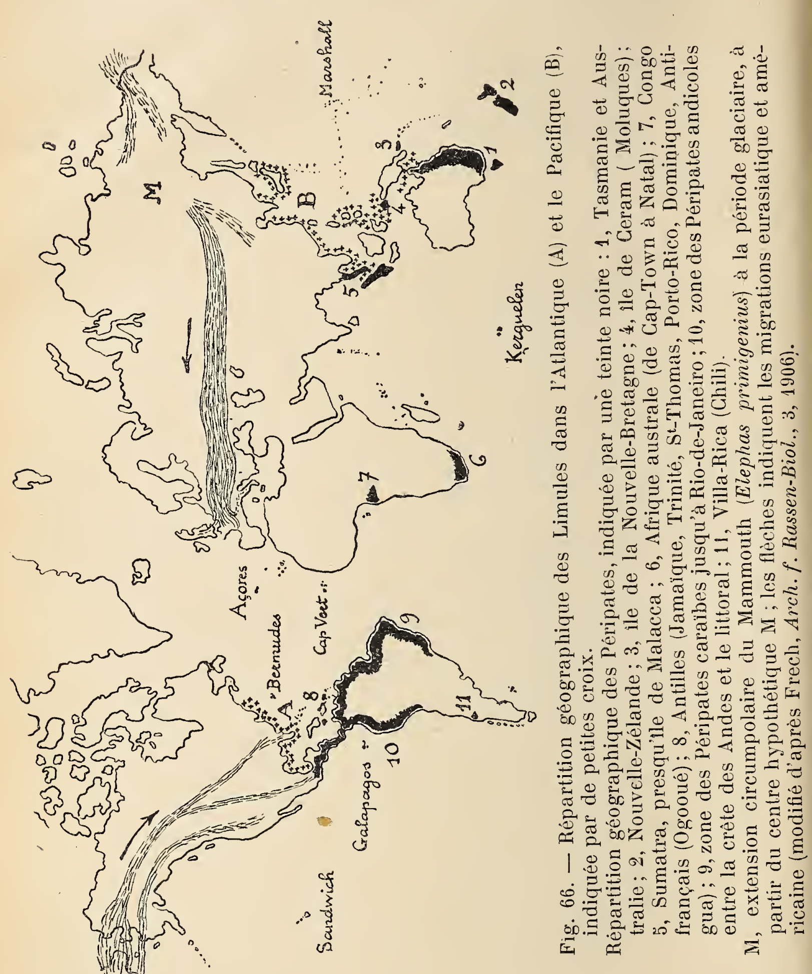


Fig. 66. — Répartition géographique des Limules dans l'Atlantique (A) et le Pacifique (B), indiquée par de petites croix.
Répartition géographique des Péripates, indiquée par une teinte noire : 1, Tasmanie et Australie ; 2, Nouvelle-Zélande ; 3, île de la Nouvelle-Bretagne ; 4, île de Ceram (Moluques) ; 5, Sumatra, presqu'île de Malacca ; 6, Afrique australe (de Cap-Town à Natal) ; 7, Congo français (Ogooué) ; 8, Antilles (Jamaïque, Trinité, St-Thomas, Porto-Rico, Dominique, Antigua) ; 9, zone des Péripates caraïbes jusqu'à Rio-de-Janeiro ; 10, zone des Péripates andicoles entre la crête des Andes et le littoral ; 11, Villa-Rica (Chili).
M, extension circumpolaire du Mammouth (*Elephas primigenius*) à la période glaciaire, à partir du centre hypothétique M ; les flèches indiquent les migrations eurasiatique et américaine (modifié d'après Frech, *Arch. f. Rassen-Biol.*, 3, 1906).

d'Éléphants qu'en Afrique, la patrie primitive, et dans la péninsule indienne.

L'aire géographique est dite *discontinue* quand le groupe, autrefois réparti sur une large étendue, est en voie de diminution et ne compte plus que quelques espèces dispersées çà

et là : c'est le cas des Éléphants, des Tapirs (région malaise, Amérique du Sud), des Poissons du groupe des Dipneustes (Afrique, Australie, affluents de l'Amazone), des Limules (fig. 66) localisées dans deux zones étroites du Pacifique (de l'Australie au Japon) et de l'Atlantique (du golfe du Mexique au Maine), des Péripates, éparpillés dans la région australienne (Australie, Tasmanie, Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Bretagne), aux Moluques (Ceram), à Sumatra et dans la presqu'île de Malacca, en Afrique (Cap et Congo français), dans l'Amérique tropicale (Antilles, sur la côte ouest depuis Vera-Cruz du Mexique jusqu'à la Bolivie et au Chili, et à l'est jusqu'à Rio de Janeiro).

Géonémie de *Saturnia Pyri* : de Rocquigny (*Feuilles jeunes Natur.*, 31, 1900, 18) ; signalé depuis dans le Tell oranais (*Bull. Soc. Ent. France*, 1908, 170) et à Tanger (*Ann. Soc. ent.*, 77, 1908, 222). — Géonémie *Mantis religiosa* : *Feuille jeunes Natur.*, 29, 1898-99 ; signalée à Nancy par Vuillemin (*même recueil*, 35, 1904, 27).

Géonémie *Leptinotarsa* : Tower, An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa (*Carnegie Inst. of Washington*, publ. n° 48, 1906).

Géonémie Limules : Pocok, The taxonomy of the recent species of Limulus (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7e sér., 9, 1902, 256).

Géonémie Péripates : Bouvier, Monographie des Onychophores (*Ann. Sc. nat.*, 9e sér., 2, 1905 et 5, 1907). — Sedgwick, The distribution and classification of the Onychophores (*Quart. Journ. micr. Sc.*, 52, 1908, 379). — Péripate signalé à Ceram (Muir et Kershaw, *Quart. Jour. micr. Sc.*, 53, 1909, 737).

DISSÉMINATION DES ORGANISMES

Dissémination active. — Lorsqu'une espèce se multiplie abondamment, elle s'étend de proche en proche, en tache d'huile, tant qu'elle rencontre des conditions convenables, en usant de ses moyens de locomotion. Naturellement, pour les animaux terrestres ou mauvais voiliers, cette extension de l'aire exige des connexions de terre ferme : par exemple, le Hamster (*Cricetus cricetus*), qui vient de l'Asie centrale comme le Rat et le Surmulot, a peuplé graduellement l'Eu-

rope; avant 1870, il n'avait pu franchir le versant alsacien de la chaîne des Vosges; depuis, on l'a trouvé en Lorraine, puis en Champagne et aux environs de Paris, mais il est improbable qu'il s'y maintienne.

Les bons voiliers sont plus ou moins cosmopolites; c'est ainsi que les Pigeons (72 km. à l'heure), les Hirondelles (125 km. à l'heure), et les Martinets (180 km. à l'heure), sont répandus jusqu'en Polynésie; les Chauves-Souris ont aussi une répartition géographique beaucoup plus grande que celle des autres Mammifères et parviennent dans des îles isolées, telles que la Nouvelle-Calédonie. Le Criquet voyageur (*Pachytilus migratorius*), qui peut franchir des océans, se rencontre depuis les Açores jusqu'en Nouvelle-Zélande, en passant par l'Afrique et l'Eurasie.

Certaines espèces présentent des migrations irrégulières, déterminées, semble-t-il, par une excessive multiplication et le besoin de nourriture, qui contribuent puissamment à leur extension. Les Criquets migrateurs, quelques Libellules, des chenilles, des Papillons, les Lemmings (*Lemmus*), émigrent par bandes énormes qui parviennent à des distances considérables du point de départ, et peuvent fonder des colonies persistantes : on a observé en France, en juin-août 1827, 1851, 1879, des nuées de *Vanessa cardui*, paraissant venir d'Afrique; à Wimereux et Dunkerque, en juin 1889, un convoi large de 6 kilomètres de *Libellula quadrimaculata*, nées sans doute dans les marais de la région. La « Grouse de sable » (*Syrrhaptes paradoxus*), venue des steppes d'Asie, inonda l'Europe en 1863, et pénétra jusqu'en Italie et en Angleterre; des invasions moindres ont été signalées en 1888 et 1908, mais l'espèce est massacrée par les chasseurs et ne peut se maintenir plus d'un an ou deux dans ses nouveaux cantonnements.

Dissémination passive. — La dissémination passive, surtout intéressante pour les îles et continents lointains, peut s'opérer

par des moyens très variés ; des Insectes et surtout des Oiseaux sont entraînés par des tempêtes jusqu'à 3.000 et 4.000 kilomètres de distance (de l'Amérique du Nord aux côtes d'Europe) ; les courants marins transportent naturellement de nombreuses larves d'animaux côtiers, mais il est rare que celles-ci rencontrent à temps des facies qui conviennent aux adultes ; cependant, un Mollusque bivalve de la côte américaine, le *Petricola pholadiformis*, a atteint, sans doute par ce procédé, la côte sud-est de l'Angleterre vers 1893, et la côte opposée de la mer du Nord, depuis la Frise jusqu'à Dunkerque, de 1900 à 1906 ; il y supplante la petite Pholade, à ce qu'il semble.

Les glaces transportent des Pingouins sans ailes, ce qui explique la présence de ces Oiseaux dans toutes les îles antarctiques jusqu'aux Kerguelen, sans qu'il soit nécessaire de recourir à l'hypothèse d'un continent antérieur dont ces îles seraient des fragments. Les troncs d'arbres rejetés à la mer, et surtout les îles flottantes qui se forment à la bouche des grandes rivières et se détachent après des ouragans, peuvent emmener de petits Mammifères (Rongeurs), voire même des arboricoles, des Reptiles, des Batraciens ou au moins leurs pontes (c'est ainsi qu'est parvenu aux Sandwich le *Bufo quercinus* provenant de l'Amérique du Nord), des Insectes, notamment des Xylophages cachés dans le bois, des Mollusques terrestres (*Helix Hookeri* parvenu à Kerguelen), des Vers de terre, etc. Un grand *Boa constrictor*, enroulé autour d'un tronc de cèdre, et provenant de la côte de l'Amérique du Sud, fut transporté ainsi jusqu'à l'île Saint-Vincent, à 500 kilomètres de distance de l'embouchure de l'Orénoque.

Les Oiseaux aquatiques emportent fréquemment, attachées à leur pattes, des pelotes de boue qui peuvent renfermer des germes résistants (statoblastes de Bryozoaires, éphippies de Cladocères, gemmules d'Éponges, etc.), voire du frai de Batraciens ou de Poissons, sans compter les œufs et les Sangsues cachées sous leur plumage ; les Insectes aquatiques transpor-

tent de même des pupes d'Hydrachnes fixées sur leurs téguments. Darwin cite le cas d'une Sarcelle (*Querquedula discors*) tuée au vol, qui portait à la patte un *Unio complanatus* bien vivant qui s'était refermé sur les doigts ; de même des Dytiques, Grenouilles et Tritons peuvent avoir le bout des pattes pincé par des *Sphœrium* (fig. 67). Comme les Oiseaux et Insectes aquatiques, dès qu'ils reprennent terre, s'abattent sur le bord des eaux douces, l'ensemencement de celles-ci se fait à coup sûr, ce qui explique la curieuse similitude des faunes d'eau douce des îles peuplées par ce procédé.



Fig. 67. — *Sphærium corneum*, fixé à la patte d'une Bécassine (d'après de Guerne, *C. R. Soc. Biol. Paris*, 45, 1893).

Enfin l'Homme, par les navires, par les marchandises de caravane, transporte plus ou moins volontairement un nombre considérable de petits animaux vivants, de sorte qu'il est maintenant difficile de reconnaître ce qui est véritablement autochtone dans la faune des îles qui, depuis longtemps, sont un lieu de relâche. Ainsi le *Mus rattus*, qui vient probablement d'Asie, s'est répandu en Europe avant le XIIIe siècle ; il a passé en Amérique vers 1544 et y a supplanté les Rats indigènes (*Sigmodon*). Le Surmulot (*Mus norvegicus*), originaire des steppes caspiques, a envahi la Russie, en traversant le Volga par troupes immenses (automne de 1727) ; il atteignit l'Angleterre en 1728, Paris en 1750, les États-Unis en 1775, la Suisse en 1809 ; très résistant au froid, plus fécond et plus robuste que *Mus rattus*, il le supplante sauf dans les régions chaudes.

Le Moineau a été introduit volontairement en grand nombre aux États-Unis, de 1850 à 1870, et dans la République Argentine en 1872 ; *Helix aspersa*, *nemoralis* et *hortensis* ont passé aux États-Unis au cours du XIXe siècle, de même qu'un

nombre considérable d'Insectes, comme le *Crioceris asparagi* (New York, 1858), *Pieris rapæ* (Québec, 1859), *Ocneria dispar* (États-Unis, 1868), *Porthesia chrysorrhœa* (Massachusetts vers 1890), *Mantis religiosa* (introduite à l'état d'oothèque par quelque pépiniériste, dans l'état de New York, 1899), etc. Le Pou de San-José (*Aspidiotus perniciosus*) vient du nord de la Chine, d'où il a envahi l'Amérique du Nord, tandis que le *Phylloxera vitifolii*, endémique sur les vignes américaines, a été importé dans l'Hérault vers 1858, et de là s'est répandu dans toute l'Europe.

L'Homme a transporté sûrement bien des Lézards (Scinques et Geckos), des Araignées, des Isopodes terrestres (les *Armadillidium vulgare* et *opacum*, communs en France, sont les seuls représentants du genre dans l'Amérique du Nord), des Vers de terre, etc.; les serres chaudes renferment toute une petite faune exotique apportée avec les plantes. Enfin, sur la coque des navires, des espèces fixées et de petits animaux peu mobiles sont transportés à des distances considérables, comme le Crabe *Plagusia* de la mer des Indes, qui arrive jusque dans le golfe de Trieste et à Marseille, mais ne peut s'y maintenir.

Giard, Sur un convoi migrateur de Libellula quadrimaculata dans le nord de la France (*C. R. Soc. Biol. Paris*, 41, 1889, 423). — Bureau, Sur les passages du Syrrhapte paradoxal dans l'ouest de la France (*Mém. Soc. Zool. France*, 1, 1888, 245). — Renseignements sur *Petricola* : Debski, Über das Vorkommen von Petricola pholadiformis (*Zool. Anz.*, 32, 1907, 1); Giard, Petricola pholadiformis (*Feuilles jeunes Natur.*, 37, 1907, 51).

Dissémination : Trouessart, La distribution géographique des animaux vivants et fossiles (*Le Naturaliste*, 28, 1906). — De Guerne, 3 notes sur la dissémination des organismes d'eau douce (*C. R. Soc. Biol. Paris*, 40, 1898, 294; 44, 1892, 92; 45, 1893, 625). — Howard, The spread of landspecies by the agency of Man, with especial reference to Insects (*Science*, 6, 1897, 382); Les principaux Insectes nuisibles importés d'Europe aux États-Unis (*Bull. Soc. ent France*, 1905, 231). — Reh, Die Verschleppung von Tieren durch den Handel (*Biol. Centr.*, 22, 1906, 119).

ÉQUILIBRE DES FAUNES. — EXTINCTION DES ESPÈCES

Les espèces d'une faune sont constamment dans un état d'équilibre instable, résultat d'une quantité considérable de facteurs ; il suffit d'un léger changement pour que l'équilibre soit détruit au détriment d'espèces qui s'éteignent plus ou moins complètement. L'Homme a bien souvent joué un rôle important comme modificateur des faunes, soit par des chasses inconsidérées, soit par l'introduction d'animaux nouveaux ou l'extension des régions cultivées ; dans les îles surtout, son action est évidente et de rapide effet, en raison de l'aire restreinte où elle s'exerce.

De temps à autre, pour des raisons trop complexes pour qu'on puisse les déterminer, des espèces se développent en quantités innombrables, tandis que des espèces jusque-là abondantes disparaissent momentanément pour un nombre d'années plus ou moins grand ; sur nos côtes, on connaît bien la périodicité des moulières, qui détruisent le manteau d'animaux qui recouvre les rochers, et favorisent la multiplication des Étoiles de mer qui se nourrissent surtout de Mollusques ; il y a des années à Poulpes, où on les recueille par charrettes, tandis qu'habituellement ils sont peu communs, des années à *Trachurus* (dans la baie de Naples, en 1902 et 1908, des millions de ces Poissons furent attirés par le plankton qu'accumula un vent dominant), des années à Hannetons, à chenilles, à Cantharides (1902), etc.

Effets des facteurs climatiques. — Le froid ou la sécheresse prolongés d'un façon anormale produisent une grande mortalité chez les Mammifères terrestres ; les jeunes sont surtout frappés (dans certains dépôts pleistocènes, il y a de nombreuses dents de lait indiquant la mort de jeunes Éléphants), et la parturition des femelles est entravée. Des troupeaux de 500 têtes de Guanaques (*Lama huanachus*) ont été trouvés en

Patagonie, morts de froid et surtout de faim, rassemblés dans des *places de mort*, parce que la neige avait recouvert la terre trop longtemps; quelques hivers prolongés suffiraient pour supprimer des espèces de ce genre. Le Bison, animal septentrional, ne craint pas le froid, contre lequel il est protégé par son poil épais, mais il souffre des tempêtes de neige qui en accumulent une épaisseur de plusieurs mètres ; celle-ci ne peut supporter le poids considérable du Bison, qui s'y enfonce et meurt ; c'est ainsi qu'après des tempêtes exceptionnelles au Caucase, on trouva au printemps 9 cadavres de Bisons qui n'avaient pu sortir de la neige molle et trouver un sol résistant ; d'autre part, les femelles pleines sont affaiblies et avortent.

Les animaux marins ne sont pas moins sensibles aux hivers prolongés ou aux étés trop chauds : en 1882, des froids intenses tuèrent des millions de Poissons (*Lopholatilus chamæleonticeps*) vivant dans le Gulf-Stream, sur la côte de la Nouvelle-Angleterre, et des centaines de kilomètres carrés de mer furent couverts de leurs cadavres ; cependant l'espèce n'a pas été exterminée et a réapparu quelques années plus tard ; sur nos côtes, quand l'hiver est rigoureux, les plages sont jonchées de cadavres de Crabes, de Labres et de Congres (Cherbourg en 1895).

La sécheresse a été certainement un facteur important dans la disparition de grands animaux : le Mammouth qui vivait en troupeaux dans la Sibérie pleistocène, au climat froid et humide, est mort lors de l'invasion du froid sec qui a fait périr la végétation dont il se nourrissait; de même la faune de l'Australie, vers la même époque, a été modifiée par une longue période de sécheresse ; le grand lac desséché de Callabonna, à l'intérieur de l'Australie du Sud, est une véritable nécropole de Marsupiaux géants et d'Oiseaux, morts de soif dans cette dernière oasis de la région de dessiccation. Dans les Pampas de l'Amérique du Sud, les sécheresses prolongées de 1827 et 1830 ont fait périr en grand nombre le bétail, les Che-

vaux, des Oiseaux, les animaux sauvages, qui mouraient de faim et de soif au bord des dernières mares.

L'accroissement lent de l'humidité, comme au pleistocène dans l'hémisphère nord, a favorisé le développement de maladies parasitaires inoculées par des Insectes, et l'extension des forêts qui font reculer les animaux de plaine tels que le Cheval. La diminution lente de l'humidité, comme en Australie et dans l'Amérique du Sud, change la nature de la flore où prédominent alors les herbes coriaces, accroît la longueur et la sévérité de la saison sèche, ce qui élimine les animaux, tels que les Herbivores mal adaptés, incapables de faire de longs voyages à la recherche de l'eau. Enfin le déboisement, outre qu'il fait disparaître les animaux forestiers, comme le Tapir et le Daim, produit de grands changements climatiques dans la région, qui devient impropre aux herbivores (par exemple le pourtour de la Méditerranée). Sainte-Hélène, maintenant rocher désert, était autrefois couverte d'une forêt dense, mais les Chèvres introduites dans l'île en 1513, et non équilibrées par des carnassiers, ont amené le déboisement complet, et par contre-coup, un appauvrissement considérable de la faune.

Quand l'espèce est en déchéance par suite d'un changement climatique, d'autres facteurs viennent à leur tour exercer une action défavorable ; les petits troupeaux de Bisons sont plus sujets que les grands à l'attaque des Loups, les taureaux n'étant plus assez nombreux pour protéger les veaux. Le troupeau de *Bonasus europæus* de la forêt de Bialowicza (Lithuanie) est en déchéance bien que protégé, à cause, dit-on, de la consanguinité fatale dans ces petits groupements, mais plutôt parce que les vieux mâles chassent du troupeau les jeunes taureaux de quatre ans et, trop lourds, fatiguent les vaches lors de l'accouplement.

Plantes toxiques. — Si les animaux évitent généralement les plantes toxiques pour eux, ils peuvent les manger sous

l'aiguillon de la faim, pendant la saison sèche ou la période de neige. En dehors de ce mobile, des herbivores manifestent parfois une perversion du goût qui les pousse à absorber des plantes toxiques : dans le Montana, des Chevaux et des Moutons mangent des Papilionacées narcotiques (*Astragalus*, *Aragallus*) qui leur donnent une maladie cérébrale, à tel point qu'il faut remplacer les troupeaux pervertis, par d'autres qui n'ont point cette mauvaise habitude. On connaît quelques plantes à demi-comestibles qui ont des actions singulières sur le bétail : une Mimosée de l'Amérique tropicale (*Leucœna glauca*) fait tomber le poil des Équidés, alors que les Moutons et les Bœufs ne manifestent aucune sensibilité au principe dépilant de cette plante ; il paraît qu'en Virginie, la racine d'une Amaryllidée (*Lachnanthes*) a la propriété de teindre en rose les os des Porcs et de déterminer la chute des sabots sur toutes les variétés blanches ; aussi n'élève-t-on que des Porcs noirs, comme ayant seuls des chances de vivre.

L'introduction d'une plante nouvelle dans un pays peut avoir des conséquences graves et inattendues pour les animaux indigènes ; ainsi en Australie (Nouvelle Galles du Sud), après la naturalisation de *Rosa rubiginosa*, nombre de Chèvres furent tuées par des calculs obstruant l'intestin, formés par les poils soyeux des fruits : on avait espéré que les Chèvres détruiraient la Ronce, comme elles le font pour tant de plantes basses, et ce fut le contraire qui arriva.

Parasites. — Les parasites jouent un rôle considérable dans l'extinction locale d'une espèce ; c'est le *Bacterium pestis Astaci* qui, depuis 1876, a presque rayé l'Écrevisse de la faune française et va peut-être faire disparaître totalement les *Astacus* de l'Eurasie ; c'est une Mouche qui, au rapport d'Azara et de Rengger, interdit au bétail, aux Chevaux et aux Chiens la vie sauvage au Paraguay, car elle dépose ses œufs dans le nombril de ces animaux à leur naissance.

Les affections microbiennes ou à Protozoaires sont particu-

lièrement sévères pour les animaux qui vivent en troupes, ou qui sont étrangers au pays : on a relevé, en 1890, dans une propriété de l'Oise, 1.200 cadavres de Lapins tués par la Coccidie du foie, et de pareilles épizooties ne sont pas autrement rares. En 1890 et 1893, dans l'Afrique du Sud, de grands troupeaux de *Bubalus caffer* furent exterminés par la peste bovine qui tua aussi des Antilopes, Gnous et Girafes, car il n'y a pas contre ce parasite d'immunité naturelle chez les animaux sauvages ; il est bien possible que ce soit une épizootie semblable qui ait détruit totalement au pleistocène, avant l'arrivée de l'Homme, les Équidés de l'Amérique du Sud, dans une région qui par ailleurs leur offre les meilleures conditions d'existence, à en juger par leur rapide multiplication actuelle. Aux Philippines, en 1901, 2.000 Chevaux de l'armée d'occupation américaine furent tués par le Surra (*Trypanosoma Evansi*), les pluies ayant évidemment favorisé la Mouche inoculatrice, le *Stomoxys calcitrans*. Il est bien connu qu'en Afrique, le *Trypanosoma Brucei*, inoculé par la Mouche tsé-tsé (*Glossina morsitans*), interdit aux Chiens, aux Chevaux et au bétail de pénétrer, même pour un jour, dans la *fly country* ; les Ruminants sauvages sont doués d'immunité naturelle, renferment en petit nombre dans leur sang les Trypanosomes et constituent le réservoir d'infection pour les formes non immunes. De même, les Bœufs et Chevaux natifs de l'Amérique du Sud et de l'Afrique du Sud sont immuns contre le Piroplasme et sont la source d'infection pour les animaux importés.

Suppression d'un prédateur dans une faune harmonique. — Les grands carnassiers comme le Lion et le Tigre limitent dans les régions tropicales l'extension des herbivores, à tel point que la culture deviendrait impossible aux Indes par l'envahissement des Cerfs et des Sangliers si les Tigres étaient détruits ce que du reste les Anglais se gardent bien de désirer ; en Californie, la destruction des Coyotes a amené une pullulation

des Rats et des Lapins, qui nécessite actuellement les mesures les plus énergiques.

De même, les petits prédateurs et parasites ont un rôle régulateur des plus importants vis-à-vis des Insectes phytophages, la multiplication de ces derniers étant maintenue dans des limites compatibles avec l'existence de plantes cultivées, par d'autres Insectes, Arachnides, etc., qui eux-mêmes sont tenus en échec par des hyperparasites. Les uns, comme les Carabiques (Calosome ennemi des chenilles) et les Coccinelles, détruisent les Insectes auxquels ils s'attaquent pour se nourrir; les autres (Hyménoptères et Diptères parasites) pondent leurs œufs dans les œufs ou les larves d'autres Insectes; ces dernières ne sont pas tuées, mais ne peuvent arriver à l'état adulte (par exemple : le Chalcidien *Tetrastichus xanthomelænæ* pond son œuf dans l'œuf de la Galéruque de l'Orme, les Ichneumons, les Braconides, les Tachinaires pondent leurs œufs dans un grand nombre de larves). Lorsque le nombre des phytophages grandit à la suite de conditions climatériques favorables, les parasites pondent plus facilement, se multiplient à leur tour, si bien que l'espèce phytophage ne tarde pas à rétrograder; c'est ainsi que les fléaux de l'agriculture, après deux ou trois ans d'invasion croissante, disparaissent presque subitement au moment où l'alarme qu'ils provoquent est à son plus haut degré, et cela presque entièrement par l'effet des parasites. Il y a harmonie, adaptation mutuelle entre les plantes, les Insectes phytophages et leurs parasites.

A ce point de vue, l'histoire de l'*Icerya Purchasi*, Cochenille australienne qui vit sur les Orangers et Citronniers, est tout à fait démonstrative : cette Cochenille a failli ruiner la culture de ces arbres en Amérique, dans l'Afrique du Sud et la région circumméditerranéenne, où elle fut introduite *sans* ses parasites; son développement ne s'arrêta que lorsque Riley eut l'idée de faire venir d'Australie (où la Cochenille n'est pas sérieusement nuisible) son ennemi naturel, la Cocci-

nelle *Novius cardinalis*. Nulle part cette Coccinelle n'a détruit complètement l'*Icerya*, mais elle l'a rendu, au bout de quelques mois, presque inoffensif.

Les Liparides, si communs en Europe où leur présence est somme toute tolérable, constituent aux États-Unis, où ils ont été introduits sans leurs parasites régulateurs, un fléau permanent qui ne cesse d'engendrer la ruine, les quelques parasites américains qui se sont adaptés aux chenilles des Liparides étant tout à fait insuffisants pour les réfréner. Les Américains songèrent alors à réintroduire chez eux *Porthesia chrysorrhœa*, espérant cette fois avoir la bonne fortune d'y importer en même temps ses parasites ; ils firent l'expérience en grand, et demandèrent en Europe l'envoi de milliers de nids de Liparides ; déjà (1907), ils ont obtenu l'éclosion de *Pteromalus processionnæ* et *Habrobracon brevicornis*, qui ont immédiatement attaqué les chenilles de *Porthesia*.

Introduction d'animaux nouveaux dans une faune harmonique. — L'introduction naturelle ou voulue d'un élément nouveau dans une faune qui se tient en équilibre amène infailliblement la rupture de cet équilibre, aux dépens des espèces les moins bien adaptées. Le processus de la concurrence est très variable : quand les nouveaux venus sont herbivores, les mieux adaptés, les plus rapides, et surtout les plus féconds affament les autres ; les Lapins et les Chèvres détruisent l'herbe, amènent la déforestation et font disparaître les grands troupeaux d'herbivores, et par contre-coup les carnassiers qui s'en nourrissent ; il est certain que les Lapins introduits en Australie ont exercé une grande influence en restreignant la nourriture disponible pour les Marsupiaux herbivores.

L'histoire de la Mangouste de l'Inde (*Herpestes griseus*) est tout à fait caractéristique : à la Jamaïque, dans le but de détruire les Rats qui infestaient les champs de canne à sucre, 9 Mangoustes (4 mâles et 5 femelles) furent introduites en

1872; elles se multiplièrent rapidement et s'étendirent dans l'île entière, jusqu'aux plus hauts sommets; elles détruisirent d'abord les Rats, puis, lorsque ceux-ci commencèrent à se faire rares, les jeunes Cochons, chevreaux et agneaux, les petits Chats et petits Chiens, les jeunes *Capromys* indigènes, les volailles et les œufs, les Oiseaux nichant près de terre, les œufs de Tortues, les Serpents, Lézards terrestres, Grenouilles et les Crabes terrestres. Des espèces furent exterminées, tel le Pétrel de la Jamaïque (*Æstrelata caribbœa*), et corrélativement, des Insectes jusque-là rares devinrent abondants par suite de la destruction des Oiseaux et Reptiles insectivores.

Parfois la lutte entre espèces est directe : le Surmulot (*Mus norvegicus*), tard venu en Europe, pourchasse et tue son prédécesseur le Rat noir (*Mus rattus*), pour lequel il a une haine féroce; il semble bien que si le Lapin refoule le Lièvre dans certaines stations, c'est à la suite de luttes meurtrières entre les mâles. Au bord de la mer, l'introduction d'Huîtres dites portugaises (*Ostrea angulata*) fait immédiatement régresser l'*Ostrea edulis* (sauf à Arcachon, cependant); les premières « étouffent » les secondes, ou plus exactement leur enlèvent la nourriture disponible et les places de fixation; dans les régions vaseuses, l'arrivée des Moules supprime pour la même raison la faune d'animaux fixés. Quelquefois il est bien difficile de comprendre le processus de la concurrence; pourquoi l'extension du Papillon blanc de la rave (*Pieris rapæ*) en Amérique a-t-elle amené la décadence et la disparition en plusieurs points de *Pontia oleracea* indigène? Comment notre *Littorina littorea*, introduite en Nouvelle-Écosse vers 1857, chasse-t-elle la *Littorina palliata* indigène?

Le retentissement impossible à prévoir de l'introduction d'un animal nouveau doit rendre l'Homme extrêmement prudent dans ses essais d'acclimatation, et lui rappeler qu'il ne faut pas penser seulement au bénéfice immédiat : on ne sait pas ce qu'il peut advenir, par exemple, de l'introduction dans nos eaux douces du Poisson-Chat d'Amérique (*Ameiurus nebu-*

losus) ; il est possible qu'il ne puisse pas persister, mais il se peut aussi qu'il détruise des espèces indigènes sans offrir aux pêcheurs une compensation suffisante.

L'arrivée de formes nouvelles et la concurrence expliquent la succession des faunes, si évidente quand on examine de longues périodes : les grands Dinosauriens jurassiques ont disparu devant les Marsupiaux et les Créodontes, qui mangeaient probablement leurs œufs abandonnés sans soin; les Créodontes à leur tour (oligocène d'Europe et de l'Amérique du Sud) ont cédé la place aux Carnivores. De même en Australie, les Marsupiaux carnassiers (Thylacine et Sarcophile) ont disparu devant le Chien Dingo, amené par les premiers immigrants, et n'ont persisté qu'en Tasmanie. Ailleurs, le processus a pu être indirect; si les Artiodactyles aux pieds médiocrement adaptés ont été remplacés par les Artiodactyles à canon, cela tient moins sans doute à une concurrence directe qu'à l'intervention de nouveaux carnassiers, qui ont exterminé les animaux les moins rapides et les moins sociaux.

Extinction des groupes anciens. — Au point de vue paléontologique, il semble qu'un groupe s'éteint un peu après qu'il a atteint un maximum de grandeur du corps et de spécialisation des organes. En effet, les formes géantes se rencontrent surtout à la fin des rameaux : les Stégocéphales s'éteignent avec les gigantesques *Mastodonsaurus* ; les Dinosauriens Sauropodes avec les énormes *Brontosaurus*, *Diplodocus*, *Titanosaurus* ; les rameaux des *Dinotherium*, *Dinoceras*, *Mastodon* se terminent par des espèces géantes, de même que les Ammonites (*Arietites*, *Pachydiscus*), les *Diceras*, les Caprines. Et cette règle est encore confirmée à l'époque actuelle, puisque les plus grands Mammifères, les Éléphants, Rhinocéros, Hippopotames, Girafes, Baleines, sont manifestement sur le chemin de l'extinction.

Il n'est peut-être pas nécessaire, pour se rendre compte de

ce fait, de supposer que les rameaux phylétiques, lorsqu'ils se développent, ont en eux-mêmes quelque chose qui limite leur durée dans le temps, indépendamment des contingences. On peut concevoir que les espèces spécialisées de grande taille, adaptées à des conditions de vie précises mais communes, suppriment les espèces voisines de plus petite taille ayant les mêmes besoins; plus tard, lorsqu'apparaît un concurrent nouveau, ces formes géantes, peu variables, désavantagées par leur poids, leurs exigences nutritives, la lenteur de la croissance et de la reproduction, sont facilement éliminées; ce n'est pas précisément parce qu'elles ont une grande taille et une spécialisation avancée, c'est parce que la concurrence est née; les Éléphants, Baleines et Hippopotames ne sont en voie d'extinction qu'à cause du concurrent Homme.

Quant aux groupes anciens d'Invertébrés, il est bien difficile de savoir ce qui a pu les anéantir : les Trilobites, qui remplissaient les mers siluriennes et qui se sont éteints au dévonien et au permien, ont-ils été la proie, comme le suggère Neumayr, des Céphalopodes carnassiers (Nautilides) qui se sont multipliés en même temps? Cela n'a rien d'impossible. Pour les Ammonites, qui s'éteignent à la fin du crétacé après une incomparable floraison, les Trigonies, qui n'ont plus aujourd'hui que quelques représentants sur les côtes australiennes, les Pleurotomaires, qui sont à notre époque d'insignes raretés, on ne voit guère qu'une concurrence indirecte portant sur la nourriture ou la destruction sévère des stades jeunes, sans qu'il soit possible de dire quels ont été exactement les concurrents.

Les groupes anciens ont laissé çà et là des débris, qui doivent leur conservation à leur refuge dans des habitats peu accessibles jouant le rôle de Réserves, par exemple les Ganoïdes, jadis marins, préservés par leur émigration dans l'eau douce, le Protoptère et le *Lepidosiren* cachés dans les mares boueuses, le Protée dans les cavernes, le *Sphenodon* dans une île, le Galéopithèque et le Tarsier des îles Malaises,

le *Perodicticus* de Sierra-Leone, protégés par leur mode de vie nocturne et arboricole dans des forêts très denses.

Marchal, Utilisation des Insectes auxiliaires entomophages dans la lutte contre les Insectes nuisibles à l'agriculture (*Ann. Inst. nat. agronomique*, 2e sér., 6, 1907, 281). — Osborn, The causes of extinction of Mammalia (*Amer. Natur.*, 40, 1906, 769).

DISPARITION D'ESPÈCES A L'ÉPOQUE HISTORIQUE

Les espèces disparues à l'époque historique ou en voie d'extinction doivent presque toutes leur déchéance à l'action de l'Homme, agissant tant par des chasses inconsidérées que par le défrichement ou l'introduction d'animaux nouveaux.

L'histoire de la petite île Rodriguez, du groupe des Mascareignes, est typique à cet égard : au XVIIIe siècle, elle avait de beaux arbres et une faune assez riche, notamment de gigantesques Tortues terrestres et des Oiseaux comme le Didide *Pezophaps*, plus grand qu'un Cygne, un Rallide (*Erythromachus*), un Perroquet (*Paleornis exsul*); en 1691, les animaux autochtones n'avaient encore pour ennemis que les Rats, d'introduction probablement récente, et les Oiseaux étaient si peu craintifs qu'ils se laissaient facilement capturer; aussi les matelots en relâche à Rodriguez ne manquaient pas de leur faire la chasse. La destruction s'acheva par le défrichement et l'établissement d'une petite colonie d'esclaves nègres maigrement entretenus. Le Perroquet est le seul qui ait persisté jusqu'à nos jours, mais il est en voie d'extinction.

Le Dronte (*Didus cucullatus*), Oiseau stupide, incapable de voler, a disparu de l'île Maurice en 1693, et depuis moins de trois siècles, il en a été de même pour dix-sept autres espèces d'Oiseaux de la même île. Le gigantesque *Dinornis* de la Nouvelle-Zélande, pourchassé par les Maoris, s'est éteint vers 1770 (Cook n'en parle pas en 1776); l'*Alca impennis* des côtes de l'Atlantique nord fut détruit par d'absurdes massacres entre 1844 et 1846. On a tué en 1620 le dernier Aurochs (*Bos primigenius*) de Pologne et de Germanie; les Bisons d'Europe

et d'Amérique n'existent plus que par une protection artificielle; du premier, il restait, en 1906, 1.300 têtes en deux troupeaux, l'un au Caucase, l'autre en Lithuanie; et du second quelques troupeaux dans le Yellowstone Park des États-Unis.

Le Castor d'Europe (*Castor fiber*) est aussi en voie de disparition, notamment en France, ainsi que les grands carnassiers nuisibles à l'Homme, l'Ours, le Loup, le Lynx. Le dernier Couagga (*Equus quagga*) a été tué au Cap vers 1858, et il est probable que l'extension de la civilisation en Afrique aura pour corollaire la destruction d'une grande partie de la faune des savanes, en dépit de la réglementation des chasses.

Les Mammifères aquatiques ajoutent encore des noms à cette longue liste : la *Rhytina Stelleri* (côtes du Kamtschatka et îles du détroit de Behring) a disparu à la fin du XVIIIe siècle; et bien des Phoques à fourrure, des Siréniens comme le Dugong et le Lamantin, des Cétacés, sont menacés d'extinction prochaine.

Des Invertébrés disparaissent également, à la suite de la mise en culture des friches où ils vivent : c'est le cas, en Angleterre, du *Polyommatus dispar*, dont le dernier exemplaire a été capturé en 1860.

Bibliographie dans Moreau, L'extinction des espèces animales (*Bull. Soc. Zool. France*, 25, 1900, 109).

Bison : Yermoloff, Les Bisons du Caucase (*La Nature*, 35, 1907, 278). — Blot, La défense du Bison (*La Nature*, 36, 1908, 55).

Alca impennis : Lucas, The expedition to Funk Island, with observations upon the history and anatomy of the Great Auk (*Report of the U. S. Nat. Museum Washington*, 1890).

Couagga : Trouessart, Le Couagga et le Zèbre de Burchell de la collection du Museum (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 12, 1906, 449).

Oiseaux de Maurice, Rodriguez, etc. : Oustalet, Notice sur la faune ornithologique ancienne et moderne des îles Mascareignes (*Ann. Sc. nat.*, 8e sér., 3, 1896, 1). — Rothschild (W.), *Extinct Birds*, London, 1907; On extinct and vanishing Birds (*Ornis*, 14, 1907, 191).

GÉOGRAPHIE ZOOLOGIQUE

La distribution actuelle des espèces terrestres ou d'eau douce est la résultante d'un certain nombre de facteurs : 1° les relations qui ont existé, aux temps géologiques, entre les terres et les mers, permettant l'extension d'un groupe à partir de son centre d'origine, ou au contraire amenant l'isolement définitif d'un certain ensemble faunique, désormais à l'abri de la concurrence des faunes postérieures.

2° Les moyens de dissémination passifs ou actifs.

3° Les conditions de milieu, qui ont changé bien des fois depuis le début des peuplements, amenant l'extinction de certaines espèces et permettant la survie d'autres formes.

HISTOIRE DE LA TERRE (PALÉOGÉOGRAPHIE)

Les continents actuels sont d'origine très ancienne, leurs limites et leurs rapports seuls ont changé bien des fois. Dès l'époque paléozoïque, il y a eu des terres émergées : dans l'hémisphère boréal, des terres stables, discontinues, formant autour de la mer arctique les régions canadienne, scandinave et sibérienne (fig. 68); dans l'hémisphère austral, un immense *continent de Gondwana*, datant de la fin du carbonifère, et comprenant l'Amérique du Sud en dessous de l'Amazone, l'Afrique australe et Madagascar, la péninsule de l'Inde, l'Australie et la Nouvelle-Zélande. Entre ce continent antarctique et les terres arctiques s'étendait, au-dessus de la zone équatoriale, la *Méditerranée centrale* ou *Tethys* ; cette mer annulaire a été coupée à diverses reprises par des communications entre les continents boréaux et le continent de Gondwana, qui ne sont pas connues au point de vue géologique, mais que l'on doit admettre pour expliquer le cosmopolitisme des Reptiles théromorphes, des Dinosauriens et des premiers Mammifères.

Au début de la période jurassique (fig. 69), il se dessine deux golfes profonds qui entament le continent de Gondwana, l'un passant à l'ouest de l'Australie, l'autre s'avançant entre

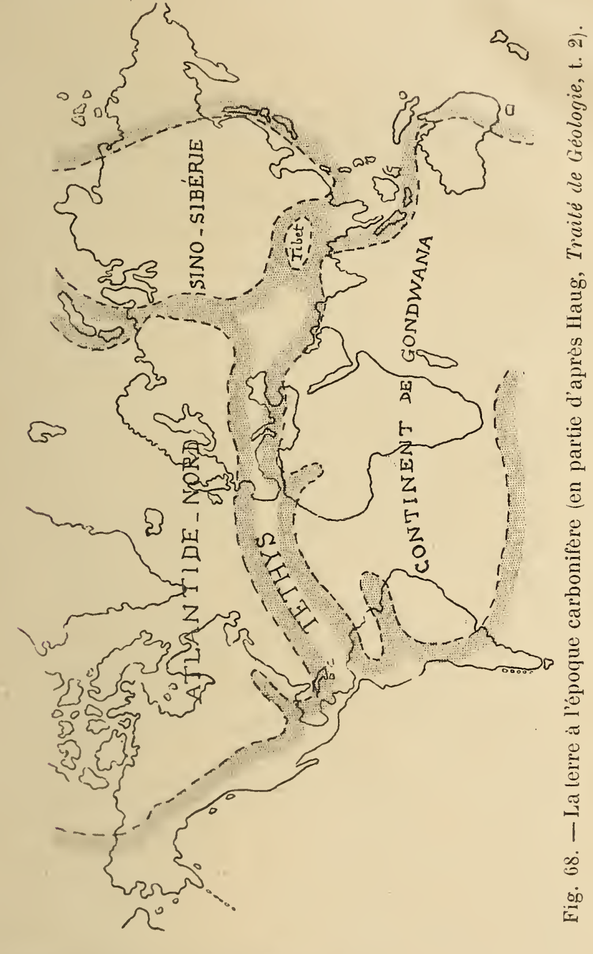


Fig. 68. — La terre à l'époque carbonifère (en partie d'après Haug, *Traité de Géologie*, t. 2).

l'Afrique et l'Inde et touchant Madagascar au lias. Le continent paléozoïque est alors divisé en trois lobes peut-être reliés au sud par un vaste continent antarctique : ce sont la région australienne, un continent indo-malgache (Lémurie), un continent africano-brésilien (Archhelenis). Puis la fragmentation continue pendant le crétacé : l'Afrique se sépare du Brésil,

peut-être à l'albien, peut-être plus tard; l'Océan Atlantique s'étend alors dans le sens méridien, communiquant largement avec le Pacifique au niveau du Mexique et du Venezuela.

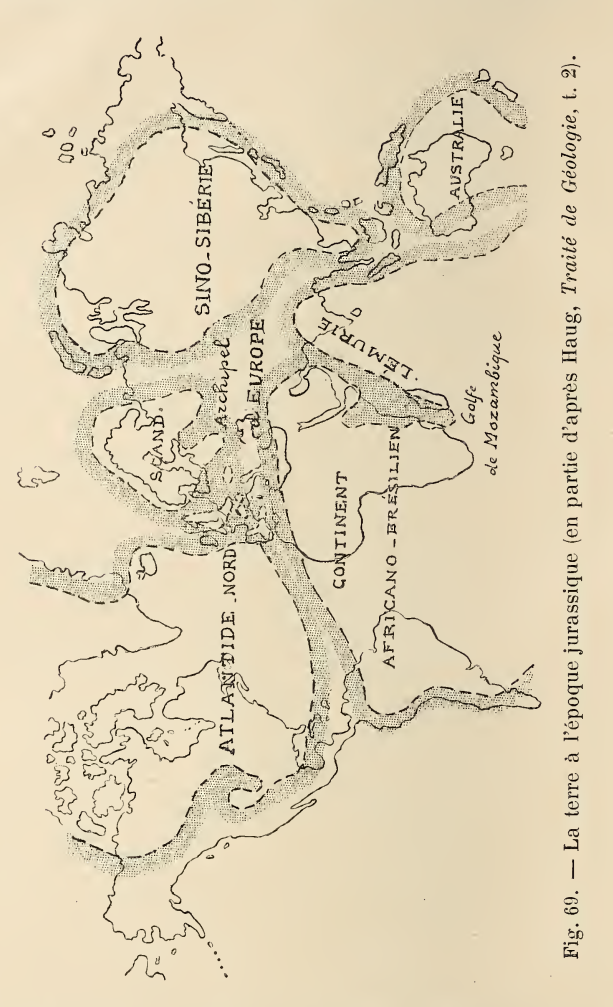


Fig. 69. — La terre à l'époque jurassique (en partie d'après Haug, *Traité de Géologie*, t. 2).

Au cénomanien, la région malgache, jusque-là unie avec l'Inde et peut-être avec un grand continent antarctique, devient une île qui se rétrécit progressivement en laissant une série de pointements qui seront les groupes des îles Mascareignes, Amirantes, Seychelles et Maldives.

A l'éocène supérieur (fig. 70), la mer envahit les aires continentales et limite de grandes îles : Amérique du Nord, unie sans doute au continent asiatique de l'Angara, Amérique du Sud peut-être découpée en deux terres, Afrique, région indo-

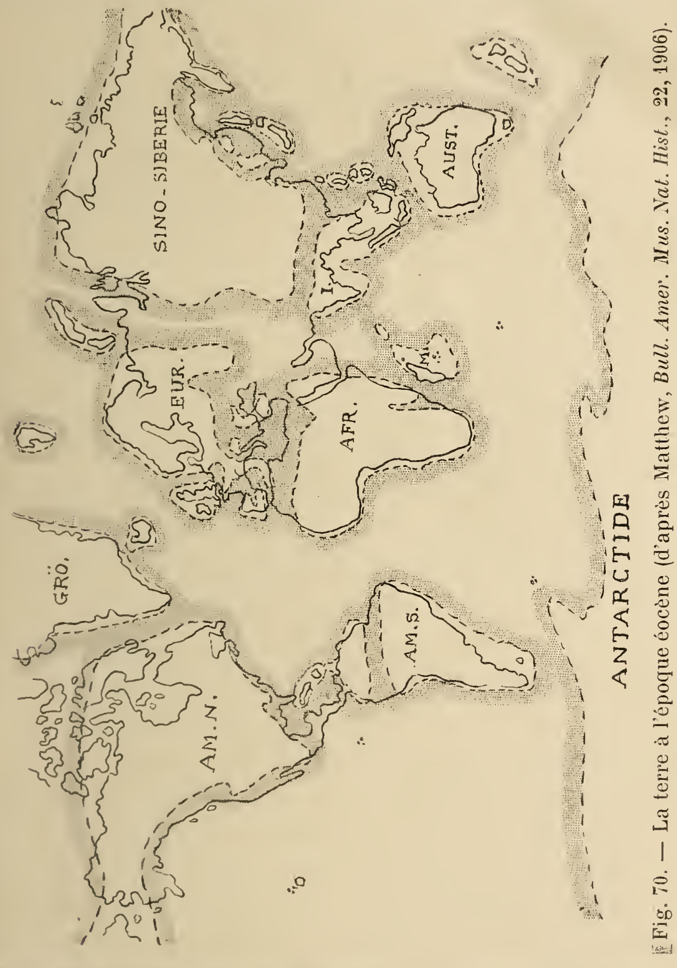


Fig. 70. — La terre à l'époque éocène (d'après Matthew, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 22, 1906).

malaise, probablement un archipel européen, un archipel malgache et peut-être aussi un grand continent polaire, l'Antarctide. A cette époque de climat chaud, humide et uniforme, chaque terre développe sa faune particulière, indépendante des autres. — A l'oligocène, l'émergence commence, et des migra-

tions s'opèrent d'un continent à l'autre; les faunes d'Ongulés eurasiatiques et nord-américaines se mélangent à diverses reprises, probablement par la voie de l'Alaska, mais les îles du sud restent séparées. -- Au miocène, l'Afrique s'unit avec l'Eurasie, et les Proboscidiens envahissent alors l'Eurasie et l'Amérique du Nord.

Les deux Amériques ont peut-être été réunies pendant une courte période à la fin du crétacé (migration des Sarigues dans l'Amérique du Nord et en Europe), puis séparées pour être réunies à nouveau à l'éocène moyen (migration d'un Armadillo [*Metacheiromys*] dans l'Amérique du Nord), et encore une fois séparées. C'est seulement vers le début du pliocène que l'isthme de Panama s'est soulevé, transformant en un golfe la mer des Antilles et permettant le mélange des faunes terrestres arctique et antarctique; le passage du grand courant équatorial entre les deux Amériques explique la ressemblance frappante des faunes marines actuelles des deux côtés de l'isthme. — Enfin, au pleistocène, une série d'effondrements ouvre le détroit de Behring et creuse la fosse de l'Atlantique septentrional, isolant complètement l'Amérique du Nord.

La région indo-malaise a été longtemps séparée de l'Eurasie par un bras nord de la Tethys, qui reliait la Méditerranée au Pacifique; ce n'est guère qu'au miocène que s'est fait la soudure par le soulèvement de l'Himalaya.

Bien que l'histoire de la Terre que nous venons de résumer ne présente qu'une approximative certitude, elle permet de comprendre des faits comme la singulière répartition discontinue des Péripates (fig. 67): on en trouve de l'Amérique du Sud à l'Australie, dans tous les fragments de l'ancien continent de Gondwana, et seulement dans ceux-ci; on n'en a pas signalé à Madagascar, il est vrai, mais on en découvrira peut-être plus tard, à moins que le groupe ne s'y soit éteint.

En se basant à la fois sur les connexions anciennes et les faunes actuelles, on peut diviser le monde en six régions zoo-

logiques, caractérisées par la présence ou l'absence de certains groupes :

1° **Holarctique** (Europe et nord de l'Afrique, Asie moins la région indo-malaise, Amérique du Nord jusqu'à Mexico);
2° **Néo-tropicale** (Amérique du Sud, Mexique, Antilles);
3° **Éthiopienne** (Afrique au sud du Sahara) ;
4° **Malgache** (Madagascar et îles avoisinantes) ;
5° **Indo-malaise** (sud de l'Asie et îles malaises) ;
6° **Australienne** (Australie, Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Zélande, îles avoisinantes).

RÉGION AUSTRALIENNE

Au trias et au jurassique, les Marsupiaux et les Monotrèmes s'étaient répandus vraisemblablement sur la plus grande partie de la Terre, car on en retrouve des restes fossiles en Europe, dans l'Amérique du Nord et jusqu'en Patagonie. La région australienne a été séparée de l'Asie bien avant le développement des Placentaires, de sorte qu'elle ne reçut pas les Mammifères supérieurs aux Marsupiaux et aux Monotrèmes, et conserva pour ainsi dire une *faune secondaire*. Le *Sus papuensis* de Nouvelle-Guinée vient sans doute des îles malaises ; le Chien Dingo a été amené de Malaisie par l'Homme lorsqu'il peupla l'Australie, et quant aux petits Rongeurs (*Hydromys*, *Xeromys*, *Conilurus*, *Mus*, etc.), il en est qui sont certainement des immigrants postérieurs à la séparation, mais de date très ancienne, car plusieurs genres sont spéciaux à l'Australie ; peut-être aussi que quelques-uns (*Hydromyinæ*) sont contemporains des Didelphes et ont été isolés avec eux.

Les caractéristiques de la région australienne sont l'absence de Marsupiaux du groupe des Sarigues, de Serpents venimeux du groupe des Solénoglyphes, des Poissons Cyprinides, des Mollusques *Anodonta* et *Ampullaria* ; la présence des Marsupiaux diprotodontes et polyprotodontes et des Monotrèmes, des Émeus et Casoars, des Paradisiers, des Cacatoès, de l'Oi-

seau-lyre (*Menura superba*), du Lézard épineux *Moloch horridus*, d'un Python, d'un grand nombre de Serpents protéroglyphes (Élapides), du Dipneuste *Neoceratodus*, d'un groupe particulier de Crustacés d'eau douce, les Anaspides (Tasmanie et Melbourne) qui ont des alliés carbonifères en Europe et dans l'Amérique du Nord.

La Nouvelle-Zélande n'a pas de Mammifères autochtones (son Rat indigène, le *Mus exulans* polynésien, a accompagné les Maoris lors du peuplement), pas de Serpents ni de Scorpions, et seulement une Grenouille discoglosside (*Liopelma*). On y remarque de nombreux Oiseaux sans ailes, éteints ou actuels (*Aptornis, Dinornis*, *Apteryx*), les curieux Perroquets *Nestor* et *Stringops* (fig. 112), le Lézard *Sphenodon* qui a des alliés jurassiques en Europe. Il est possible que la Nouvelle-Zélande ait fait autrefois partie d'une terre beaucoup plus vaste, qui fut séparée de l'Australie avant l'arrivée dans celle-ci des premiers Monotrèmes et Marsupiaux ; l'archipel des Chatham, à 740 kilomètres Est de la Nouvelle-Zélande, a en effet une faune nettement néo-zélandaise.

HISTOIRE ET PEUPLEMENT DES AMÉRIQUES

Pendant le commencement de la période tertiaire, la température de la région circumpolaire était plus ou moins analogue à celle de la zone tempérée actuelle, et cette région était occupée par un continent qui s'étendait de l'Europe à l'Amérique orientale ; le Groenland et le Spitzberg, alors réunis, avaient au miocène un climat analogue au climat actuel du nord de l'Italie. Les relations étroites de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie expliquent que, jusqu'au miocène, beaucoup d'ordres de Mammifères sont communs à la région holarctique, les formes qui se développaient ici et là pouvant facilement émigrer.

Pendant le miocène, l'Eurasie a envoyé à l'Amérique du Nord, par vagues successives, les Cervidés, les Bovidés, les *Mastodon* (de souche éthiopienne), les vrais Chats, les Ours

(ces derniers ayant passé par le pont asiatique), tandis que d'Amérique émigraient en Eurasie probablement les Équidés, les Rhinocéros, les Lièvres et les Lapins. Au pliocène, les Chameaux, d'origine américaine, existaient en Asie, qu'ils avaient gagnée par l'Alaska et le Kamtschatka.

Lorsque la température s'abaissa, les faunes nord-américaine et eurasiatique commencèrent à descendre vers le sud, et il y eut séparation zoologique des deux régions tempérées, ce qui permit le développement d'espèces autochtones, mais parallèles, descendant des mêmes ancêtres circumpolaires. Les parties froides des deux continents ont gardé une faune uniforme.

L'Amérique du Sud, fragment du continent de Gondwana, a eu une histoire géologique compliquée et encore mal connue. Ce fut un centre d'évolution extrêmement important; après son isolement au crétacé, sa très riche faune comprenait des Oiseaux coureurs et des Mammifères primitifs: Marsupiaux di- et polyprotodontes, Carnivores (Créodontes), Ongulés (Protongulés, Notoongulés, *Pyrotheria*, *Litopterna*), Rongeurs (*Hystrichomorpha*), des Singes et surtout des Édentés (Paresseux, Tatous, Fourmiliers). Comme on le voit, des groupes importants, Équidés, Proboscidiens et Artiodactyles, manquaient complètement.

Lorsqu'au pliocène les deux Amériques furent définitivement réunies, leurs faunes se mélangèrent; des groupes de la faune arctique (Cerfs, Camélidés, Porcins, Chevaux, Mastodontes) passèrent dans l'Amérique du Sud jusqu'en Bolivie; quatre espèces d'Antilocaprides (*Platatherium*, *Leptotherium*, tous deux fossiles pleistocènes), pénétrèrent jusqu'au Brésil et en Argentine, des Lièvres (*Sylvilagus*) jusqu'au Paraguay, accompagnés par un Tigre à canines en sabre, le gigantesque *Machairodus neogæus*, peut-être aussi par les Tapirs. La vallée de l'Amazone, naguère bras de mer, arrêta beaucoup de migrateurs, notamment les Écureuils qui ne la dépassent pas au sud.

En même temps, la faune antarctique montait vers le nord;

c'est ainsi qu'on trouve actuellement au Guatemala et au Mexique des Paresseux, Tatous et Fourmiliers.

Actuellement, les Amériques forment deux provinces zoologiques, séparées au nord du Mexique par le désert des Prairies ; la zone de mélange ou *région sonorienne* est constituée par le Guatemala, le Mexique, le Texas et la Californie. Les Sarigues (*Didelphys*), aussi bien les actuelles que les fossiles, se trouvent dans les deux provinces, ainsi que les Alligators et les Crotales; de même les Oiseaux-mouches (Trochilides) vont de l'Alaska au détroit de Magellan.

La région arctique et tempérée de l'Amérique du Nord, y compris le Groenland (*Néarctique* de Wallace), a une faune semblable pour l'aspect général à celle de l'Eurasie, à part l'absence presque totale de Chèvres et de Moutons sauvages (il n'existe qu'*Ovis canadensis*, allant de l'Alaska à Mexico, et l'*Ovibos* arctique), la pauvreté en Antilopes (genre *Oreamnos*, de l'Alaska et des Montagnes rocheuses) et en Bovidés (*Bison* presque disparu). On peut citer, parmi les formes propres à cette région, l'*Antilocapra* des Montagnes rocheuses et de Mexico, le Chien des prairies qui est une Marmotte (*Cynomys*), le Porc-épic des arbres (*Erethizon*) qui va de l'Alaska au Mexique, la Taupe à nez étoilé (*Condylura cristata*), la Moufette *Mephitis*, le Raton *Procyon*, et des Batraciens Urodèles (*Amblystoma*, *Spelerpes*, *Amphiuma*, *Siren*).

La province sud (*Néotropicale* de Wallace) comprend le sud de l'Amérique du Nord, les Antilles, les Bahamas et toute l'Amérique du Sud ; c'est une des régions du globe les plus riches en formes archaïques : parmi les Mammifères, nous citerons les Singes à queue préhensile (Cébidés, Callitrichidés), les Chauves-Souris suçant le sang (*Vampyreæ*), le Jaguar (*Felis onça*) et des Chats unicolores (*F. puma*), les Kinkajous et les Coatis arboricoles, plusieurs espèces de Tapirs, un Camélidé (le *Lama huanachus*), les Suidés du groupe des Pécaris (*Tayassus*), beaucoup de Rongeurs : *Agouti* et *Dasyprocta*, le Cobaye (*Cavia porcellus*), le Cabiai (*Hydrochœrus*) [dont une

forme brésilienne, l'*Hydrochœrus giganteus*, atteignit au quaternaire la taille d'un Tapir], la Viscache (*Viscacia*) et le Chinchilla [le genre *Megamys* de cette famille, de l'oligocène argentin, atteignit la taille de l'Hippopotame]; des Édentés (Paresseux, Tatous et Fourmiliers, sans compter de nombreuses formes disparues, *Megatherium*, *Mylodon*, *Glyptodon*, etc.); et enfin le curieux Marsupial *Cœnolestes*, d'Équateur et de Colombie, le dernier représentant des Diprotodontes asyndactyles. Mais il n'y a presque pas d'Insectivores, et pas du tout de Hyénidés, de Viverridés, d'Antilopes, de Bœufs et de Moutons sauvages.

Parmi les Oiseaux, il y a des Coureurs, les Nandous (*Rhea*), des Ansériformes archaïques (*Palamedea* à éperons sur les ailes), les Toucans à l'énorme bec, beaucoup d'Oiseaux de forêts (Aras) et de marécages. La région est riche en Reptiles et en Batraciens, notamment des Boas (*Eunectes*, le plus grand des Serpents modernes), le Lézard venimeux (*Heloderma*) de l'Amérique centrale, le *Pipa americana* des Guyanes, des Cécilies.

Parmi les Poissons d'eau douce, il n'y a pas de Cyprinides, mais des Cichlidés, Characinidés, Ostéoglossides, Gymnotes et beaucoup de Silures, et enfin un Dipneuste (*Lepidosiren* du Brésil et Paraguay).

La faune antilienne, de Cuba à Grenada, est très différente de celle des continents voisins ; il n'y a ni Singes, ni Édentés, mais seulement des types peut-être antérieurs au miocène, un Procyonide (*Galera barbara*) à Trinidad, un Agouti (*Dasyprocta cristata*) et une Sarigue (*Didelphys marsupialis*) dans plusieurs îles, l'Insectivore *Solenodon paradoxus* propre aux Antilles, des Crocodiles, un Iguane (Saint-Domingue et Guadeloupe), le Trigonocéphale mais pas le Serpent à sonnettes, et une riche faune de Mollusques et de Crabes terrestres.

L'AFRIQUE

L'Afrique, ancienne partie du continent de Gondwana, a dû en avoir la population primitive, notamment les Monotrèmes

et Marsupiaux qui auraient totalement disparu (on ne les connaît pas non plus à l'état fossile) ; les Oiseaux coureurs sont probablement d'origine gondwanienne, ainsi que beaucoup de familles de Poissons d'eau douce communes avec le sud-est de l'Asie et l'Amérique du Sud. L'Afrique a été un centre d'évolution mammalogique des plus importants, mais il y a eu, pendant le tertiaire, de si nombreuses connexions entre l'Afrique et l'Eurasie, qu'il est bien difficile de fixer la patrie originelle des Semnopithèques, Cercopithèques, Antilopes, Hippopotames et Girafes, communs aux deux régions ; l'origine africaine est plus certaine pour les Proboscidiens qui, au miocène, devaient envahir l'Eurasie et l'Amérique.

Actuellement, l'Afrique comprend deux provinces zoologiques, séparées par des déserts comme le Sahara :

1° La bordure méditerranéenne, du Maroc à l'Égypte, qui a une faune européenne en raison de son climat et des communications répétées avec l'Europe (notamment au début du pleistocène par Gibraltar et Tunis) ; la partie Est, de l'Abyssinie à l'Égypte, est une région de mélange de la faune tropicale, d'une part avec la faune circumméditerranéenne, d'autre part avec la faune arabique et syrienne, l'effondrement de la mer Rouge datant de la fin du pliocène ; l'Égypte, par exemple, a une faune terrestre qui est syrienne et une faune fluviatile (Poissons, Mollusques, etc.), purement équatoriale.

2° La région tropicale, d'une extrême richesse. Les animaux les plus caractéristiques sont le Gorille et le Chimpanzé (Gabon, Congo), les Colobes dépourvus de pouce et les Cercopithèques (Guenons, Mandrills), des Insectivores (Macroscélides, Chrysochlores ou Taupes dorées), les Lycaons et l'Hyène tachetée, des Ongulés comme les Hyrax (*Procavia*), l'*Elephas africanus*, le Rhinocéros bicorne, des Zèbres, l'Hippopotame, des Antilopes, des Giraffidés (Girafe, *Okapia* du Congo), des Édentés comme les Pangolins (*Manis*) communs avec l'Inde et l'Oryctérope. Mais il n'y a pas d'Ours, de Cervidés, de Chèvres ni de Moutons sauvages, ni de vraies Taupes.

Il y a des Autruches et le Serpentaire, de nombreux Serpents parmi lesquels le *Python Sebæ* et la Couleuvre *Dasypeltis* aux dents œsophagiennes, et des Serpents venimeux (Élapinés parmi lesquels les *Naja*, et Vipérinés) ; les Batraciens sont des Cécilies et des Anoures, mais les Urodèles, groupe d'origine septentrionale, manquent complètement.

Parmi les Poissons, il faut noter les Mormyridés, propres à l'Afrique, beaucoup de Silurides, Characinides et Cichlidés, des Polyptérides et un Dipneuste (trois espèces de *Protopterus*, genre à peine séparable du *Lepidosiren* américain). Les Mollusques terrestres sont surtout des Achatines ; il n'y a que très peu d'Hélicidés et pas du tout de Limacidés. Les Écrevisses manquent, la place étant prise par les nombreuses Crevettes et Crabes d'eau douce.

LA RÉGION MALGACHE

Le peuplement de Madagascar et des îles voisines est la plus difficile énigme de la géographie zoologique ; la faune actuelle a des affinités à la fois avec les faunes de l'Amérique du Sud, de l'Afrique et de la région indo-malaise, avec celles de l'oligocène et du miocène d'Europe, et cependant il lui manque des groupes caractéristiques de ces différentes provinces.

La ressemblance avec l'Amérique du Sud est due surtout à des groupes inférieurs (Insectes, Crustacés), et à des Reptiles archaïques (Boas, Iguanes) ; elle rappelle que la région malgache a fait partie autrefois du continent de Gondwana et a dû en posséder la faune primitive, d'où peut-être les *Æpyornis*, affines avec les *Dinornis* de la Nouvelle-Zélande, les Caméléons et les Telphuses d'eau douce, communs avec l'Inde et l'Afrique, ainsi que les Cichlidés, que l'on trouve dans toutes les régions d'origine gondwanienne. Mais Madagascar est séparé depuis si longtemps de l'Afrique (lias), que sa faune est demeurée très différente ; il n'y a pas de Singes, pas de grands Carnassiers ni de Ruminants, pas de Lacertides, de Varanides et

d'Amphisbènes, ni de Serpents venimeux d'aucune sorte. Les Oiseaux ne sont pas les mêmes, et la faune des Poissons d'eau douce est toute autre : elle est très pauvre, et en plus des Cichlidés, elle comprend surtout des familles demi-marines de l'Océan Indien (Mugilidés, Athérinidés, Gobiidés), qui sont du reste supplantées peu à peu par le Cyprin doré (*Carassius auratus*) récemment introduit ; il n'y a à Madagascar ni Cyprins, ni Mormyridés, ni Characins, qui abondent en Afrique.

La ressemblance avec la faune indo-malaise (Dinosauriens crétacés et Cécilies communs aux Seychelles et à Ceylan, Batraciens, Insectes, *Helix*) relève de la même cause, et la séparation d'avec l'Inde est assez ancienne (crétacé) pour que l'on ne trouve à Madagascar ni Tigres, ni Ours, ni Tapirs, ni Daims, ni Écureuils.

Les principaux Mammifères de Madagascar, subfossiles ou actuels, sont un Chat plantigrade archaïque (*Cryptoprocta ferox*), des Viverridés primitifs, quelques Insectivores (Centétidés épineux ou à pelage soyeux, *Geogale* qui est le plus petit Mammifère connu), et surtout des Lémuriens. Le Suidé *Potamochœrus larvatus*, voisin des Potamochères africains, de petits Hippopotames du pleistocène, et l'Édenté *Plesiorycteropus* du pleistocène, voisin des Oryctéropes d'Afrique, ont pu émigrer de ce dernier continent, soit à la nage, soit à la faveur d'un rétrécissement temporaire, mio-pliocène, du détroit de Mozambique.

L'origine des Lémuriens est très difficile à débrouiller ; sur 160 espèces fossiles et actuelles, c'est l'Amérique du Nord qui en compte le plus (51 espèces dans les couches éocènes du Wyoming), puis Madagascar (47 espèces), puis l'éocène inférieur de Patagonie, l'éocène supérieur et l'oligocène d'Europe, enfin l'Afrique et l'Indo-Malaisie ; ils manquent à l'Australie, tandis que les Marsupiaux font défaut à Madagascar et à l'Afrique. On peut supposer que le groupe arboricole des Lémuriens, qui a dû suivre de près celui des Marsupiaux, a apparu quelque part dans le continent holarctique et s'est

dispersé vers la fin du crétacé (?), de forêt en forêt, en peuplant au nord l'Amérique et l'Europe, au sud l'Afrique, puis la région indo-malgache ; puisque les Lémuriens paraissent n'avoir pas atteint l'Australie, il faut croire qu'à l'époque de leur dispersion cette terre était déjà isolée. Toujours est-il que lorsque Madagascar s'est séparé de l'Afrique d'abord et de l'Inde ensuite, les Lémuriens s'y sont trouvés isolés avec quelques Mammifères également primitifs et ont pu persister, acquérant une différenciation analogue à celle des Marsupiaux australiens. Au contraire, en Patagonie, dans l'Amérique du Nord et l'Europe, ils se sont éteints au début du tertiaire, devant la concurrence de Carnassiers grimpeurs ; quelques espèces se sont maintenues jusqu'à nos jours en Afrique et dans l'Indo-Malaisie, grâce à leur mode de vie nocturne.

Comme nous l'avons dit plus haut, Madagascar faisait autrefois partie d'un territoire insulaire plus étendu, comprenant les Comores, Aldabra et sans doute les Seychelles ; il y a en effet un *Lemur* aux Comores et à Mayotte, une Civette (*Viverra rasse*) aux Comores (espèce qui habite également Java, Ceylan, Socotra, Madagascar), des Lézards, des Grenouilles et trois Cécilies aux Seychelles, et trois ou quatre espèces de Tortues terrestres gigantesques aux Mascareignes, Comores, Seychelles, Amirantes et sur le petit îlot d'Aldabra. Dans la petite île Round Island, à une vingtaine de kilomètres au N.-E. de Maurice, vit un Boa spécial (*Casarea*), dont les plus proches alliés se trouvent à Madagascar.

L'EURASIE

L'Eurasie se divise en deux provinces zoologiques : l'une, *holarctique*, comprend toute l'Europe et la partie nord et tempérée de l'Asie, avec le Japon ; l'autre, *indo-malaise*, est un fragment du continent de Gondwana soudé à l'Asie, et comprend la péninsule indienne, Malacca, Java, Bornéo et les Philippines. La zone de mélange entre ces deux provinces est constituée par la région de l'Himalaya et le sud de la Chine,

de sorte que l'on trouve beaucoup d'éléments indo-malais dans la Mandchourie, la Corée et le Japon (des Semnopithèques en Chine et des *Macacus* dans le Thibet, jusqu'à plus de 4.000 mètres d'altitude, des *Moschus* en Chine et Sibérie, etc.).

I. **Province indo-malaise.** — La province indo-malaise ayant eu des connexions avec toutes les parties du globe, Australie, Madagascar, Afrique et Eurasie, sa faune actuelle est d'origine complexe, et il est difficile de spécifier les groupes autochtones qui s'y sont développés : ce sont presque sûrement les Anthropoïdes et l'Homme, le genre *Ursus*, probablement les Bovidés et les vrais Rats (*Murinæ*) qui ont passé ensuite en Eurasie et en Afrique.

La faune actuelle, d'une extrême richesse, compte nombre de formes caractéristiques : l'Orang-Outang (Bornéo, Sumatra), les Singes à longs bras (Gibbons) et les *Tarsius*, le Galéopithèque (îles malaises), le Tigre (manque à Ceylan), l'*Elephas maximus*, deux Rhinocéros unicornes, un Tapir (Siam, Malacca, Sumatra), le *Babirussa* (île de Célèbes), des Chevrotains (*Tragulus*), de nombreux Cervidés et Bovidés, des Édentés comme les Pangolins (*Manis*) qui durant l'éocène ont vécu en Europe et persistent encore en Afrique, des Lémuriens (*Nycticebus*, *Loris*), le Marsupial *Phalanger* (île de Célèbes). — Il y a beaucoup d'Oiseaux intéressants, les superbes *Phasianinæ* (les Faisans, le Paon, l'Argus, le Coq de jungle origine de nos races domestiques, le Lophophore), des *Buceros*, communs avec l'Afrique et symétriques des Toucans américains, les *Nectarinia* (communs avec l'Afrique et l'Australie) qui jouent dans le vieux monde le rôle des Colibris du nouveau. — Parmi les Vertébrés inférieurs, on peut citer deux Gavials, les derniers représentants des Crocodiles à long nez, le *Draco volans*, beaucoup de Serpents, parmi lesquels le *Python molurus* de l'Inde, et les *Naja*, communs avec l'Afrique, des Cécilies, mais pas de Batraciens Urodèles.

La ligne de séparation entre la région indo-malaise et la

région australienne est marquée actuellement par une ligne de grands fonds sous-marins (ligne de Weber), qui laisse d'un côté les Philippines, Bornéo, Célèbes, toutes les îles de la Sonde jusqu'à Timor, où le caractère faunique indien est prédominant, et de l'autre côté les Moluques, Kei, Aru, Temimber et la Nouvelle-Guinée, dont la faune a nettement le caractère australien.

II. **Eurasie holarctique.** — L'histoire faunique de l'Eurasie holarctique est également très compliquée ; cette province a vu sans doute l'apparition de groupes autochtones, peut-être les Chèvres et Moutons, des Insectivores (Taupe, Desman, Musaraigne, Hérisson), les Myoxidés, sûrement les *Lacerta* et *Anguis*, probablement les Tritons et des Insectes du groupe des *Carabus*. Elle a reçu par le nord des immigrants de l'Amérique, et par l'est, de la région indo-malaise ; au miocène supérieur (sarmatien et pontien), la Méditerranée presque entièrement asséchée ou réduite à des lacs saumâtres permit l'envahissement de l'Europe, alors à climat tropical, par la faune éthiopienne, qui se retrouve à l'état fossile à Mont-Léberon (France), à Pikermi (Grèce) et jusqu'aux monts Siwalik, au pied de l'Himalaya. Enfin, au quaternaire, une période dite glaciaire transforma complètement la faune européenne.

Période glaciaire. — Le pleistocène a été marqué dans l'hémisphère nord par un refroidissement graduel de la température, dû à des pluies abondantes et à l'avancement des glaciers, et correspondant probablement avec une période de grande sécheresse en Australie et dans l'Amérique du Sud. A plusieurs reprises, en Europe et dans l'Amérique du Nord, de grandes nappes de neige et de glace ont couvert les massifs montagneux et les plaines septentrionales, d'où alternance de froid humide, de climat tempéré et humide (interglaciaire) et de froid sec progressivement adouci ; notre régime actuel est la suite de cette période.

Le refroidissement rendait difficile l'existence des animaux tropicaux, et en particulier des Proboscidiens, des grands herbivores, des Hippopotames, etc., qui disparurent graduellement ou émigrèrent vers le sud. C'est ainsi que le dernier Singe d'Europe, le *Macacus inuus*, a sa retraite ultime en Espagne, sur le rocher de Gibraltar, que le Porc-épic (*Hystrix cristata*), autrefois de l'Europe moyenne, n'existe plus qu'en Espagne et en Italie, et que le Caméléon persiste seulement en Andalousie.

En même temps, à la place de la faune tropicale, apparaissait une faune adaptée aux conditions nouvelles, qui venait des régions arctiques et des steppes asiatiques non envahies par les glaces ; c'étaient le Mammouth aux longs poils (*Elephas primigenius*), qui s'est répandu en Europe jusqu'aux Alpes et Pyrénées, et en Amérique jusqu'au Nicaragua (fig. 66), les *Rhinoceros antiquitatis* et *Mercki*, le Bœuf musqué (*Ovibos*), le *Cervus giganteus* et l'Élan (*Alce machlis*), le Renne (*Rangifer tarandus*) qui a été jusqu'aux Alpes et aux Pyrénées, le Chamois (*Rupicapra tragus*), le Campagnol des neiges (*Microtus nivalis*), ainsi que des animaux steppiques, comme l'Insectivore *Myogale*, des Gerboises (*Alactaga saliens*), des Lemmings (*Lemmus*), des Marmottes, des Spermophiles, l'Antilope *Saïga*, le *Bison priscus*, des Équidés, suivis par une cohorte de carnassiers, le Tigre et l'Ours des cavernes, le Glouton (*Gulo luscus*), le Renard polaire (*Vulpes lagopus*). Ces animaux habitaient soit la lisière des glaciers, toundras au sol glacé ne portant que des mousses, soit les steppes ou les forêts, occupant en avant des glaciers des aires qui s'étendaient ou se contractaient suivant les variations du climat.

Le relèvement de la température qui vint à la suite de la dernière période glaciaire amena la réduction progressive des anciens glaciers et la disparition de nombre d'entre eux; beaucoup d'animaux s'adaptèrent aux conditions nouvelles (faune forestière actuelle), d'autres s'éteignirent (Mammouth et Rhinocéros) ; d'autres encore, sténothermes ou steppiques,

suivirent pas à pas le retrait des glaces ou cherchèrent un milieu nouveau qui leur convînt : les uns remontèrent vers

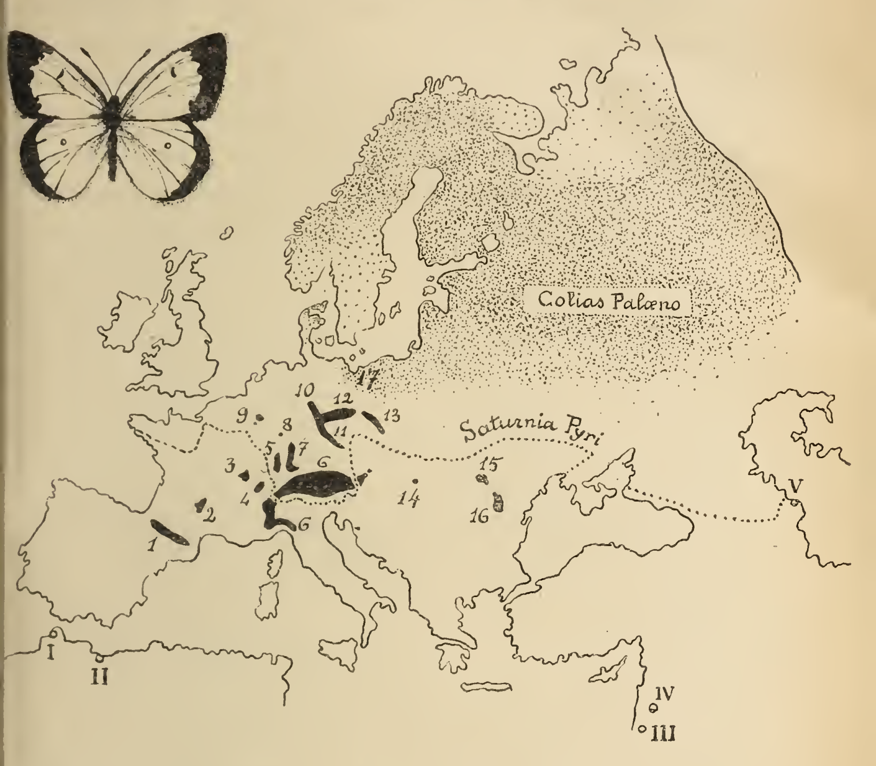


Fig. 71. — Limite septentrionale du Grand Paon de nuit (*Saturnia pyri*) [en ligne pointillée] et ses stations les plus méridionales (imité de Rocquigny, *Feuille jeunes Natur.*, 31, 1900) : I, Tanger ; II, Tell oranais occidental entre Nemours et le Maroc : III, Jerusalem : IV, Djebel-Haouran, au sud de Damas (Syrie) ; V, Derbent (Daghestan).

Habitats européens du *Colias Palæno* (figuré en haut, à gauche) (d'après Fredericq, *Bull. Acad. roy. Belg., Sc.*, 1904) : 1, Pyrénées (habitat douteux) ; 2, Plateau central (Mont-Dore) ; 3, Morvan ; 4, Jura ; 5, Vosges ; 6, toutes les Alpes ; 7, Forêt-Noire ; 8, Palatinat bavarois près de Kaiserslautern ; 9, Plateau de la Baraque-Michel et forêt de Saint-Hubert (Belgique) ; 10, Thüringerwald ; 11, Fichtelgebirge ; 12, Erzgebirge ; 13, Riesengebirge ; 14, sud-ouest du mont Tatra (Hongrie) ; 15, Carpathes de Bukovine ; 16, Carpathes de Roumanie ; 17, Galicie, Silésie, Poméranie.

le nord, où on les trouve encore aujourd'hui : c'est le cas du Bœuf musqué, du Renne, du Glouton, du Renard arctique, du Lemming (toundras de Sibérie), de l'Antilope *Saïga*, des

Gerboises, des Spermophiles, de la Marmotte bobac (steppes de Russie), du *Carabus groenlandicus*.

D'autres gagnèrent les montagnes à glaciers de l'Europe centrale, comme le Chamois (toutes les hautes montagnes d'Europe, des Asturies au Caucase), la Chèvre des Alpes (*Capra ibex*), la Marmotte (Alpes, Pyrénées et Carpathes), le Lièvre blanc des Alpes (*Lepus varronis*).

Enfin, d'autres espèces encore suivirent à la fois les deux courants, de sorte qu'elles ont actuellement un habitat discon-

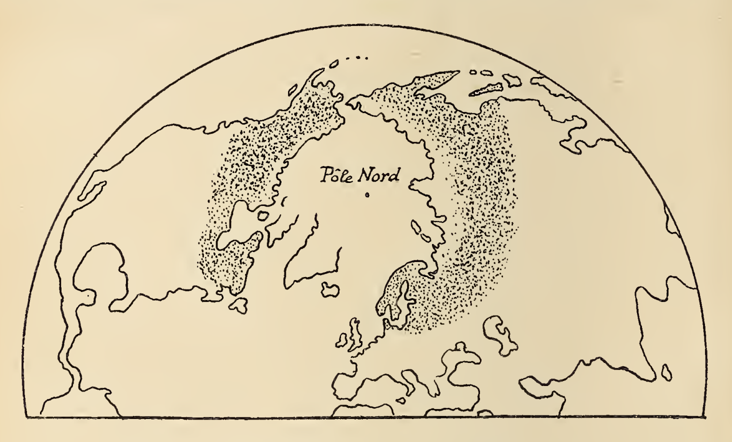


Fig. 72. — Habitat circumpolaire du *Colias Palœno* (d'après Fredericq, *Bull. Acad. roy. Belg.*, *Sc.*, 1904).

tinu, et vivent à la fois dans les plaines du nord et dans les régions montagneuses, même de faible élévation, dont le climat rude rappelle celui du pleistocène; c'est le cas du Lagopède (*Lagopus mutus*) du nord de l'Eurasie, des Pyrénées et des Alpes, du Gastropode *Vertigo alpestris*, que l'on trouve en Sibérie et Laponie et dans les montagnes de la Suisse, de nombreux Insectes, *Erebia medusa* et *Colias palœno* (fig. 71 et 72); si, comme il est probable, on regarde comme post-glaciaires les différenciations spécifiques, il faudra ajouter à cette liste les Lièvres blancs et les Marmottes.

Des phénomènes tout à fait parallèles ont affecté la faune des eaux : on peut tenir pour reliquats glaciaires toutes les

espèces sténothermes qui ne peuvent vivre que dans l'eau froide et qui reproduisent en hiver, comme les Corégones des grands lacs alpins qui n'existent pas dans les cours d'eau intermédiaires, l'Omble (*Salvelinus alpinus*) qui ne se rencontre que dans les lacs post-glaciaires de Russie, de Suisse et du nord de l'Écosse, peut-être aussi la Lote, ainsi qu'une foule d'Invertébrés des lacs de montagnes et du nord de l'Europe, Cladocères, Copépodes (notamment *Cyclops strenuus*), Hydrachnides (*Hygrobates albinus* vit dans le fond du lac des Quatre-Cantons et dans les marais de la toundra de la Scandinavie arctique), Mollusques (*Bythinella Dunkeri*, Unio perlier [*Unio margaritiferus*] des montagnes de l'Europe centrale et des plaines circumpolaires), *Planaria alpina* qui ne vit que dans des eaux ne dépassant pas 14°, etc.

Quelques espèces, dans leur recherche de l'eau constamment froide, ont cherché un refuge dans les nappes d'eau souterraines; c'est le cas des *Niphargus*, des *Planaria Mrazeki* et *cavatica*, des Vitrelles (*Lartetia*), toutes formes aveugles, que l'on rencontre aussi, menant la vie épigée, dans les sources froides de montagnes.

On voit quelle profonde empreinte la période glaciaire a laissée sur toute la faune de l'Europe septentrionale et centrale, et aussi de l'Amérique du Nord. Depuis le début de la période de réchauffement jusqu'à nos jours, une immigration méridionale venant des régions méditerranéennes non atteintes par la glaciation est venue apporter à la faune un élément nouveau : l'*Euscorpius flavicaudis* du littoral méditerranéen se trouve maintenant à Bordeaux, au Puy de Dôme, à Grenoble ; *Scutigera coleoptrata* atteint Paris et Nancy (mais abritée dans les maisons) ; la Mante religieuse monte jusqu'à Fontainebleau, et à l'est jusqu'à Nancy, où elle se cantonne sur des coteaux ensoleillés ; le *Caloptenus italicus* se rencontre sur des pelouses sèches aux environs de Paris, en Lorraine et dans l'Europe moyenne ; l'*Helix aspersa*, qui est certainement d'origine méridionale (Italie, midi de la France), a gagné

aujourd'hui presque toute la France (à Nancy, ne se trouve que dans les jardins), etc. Les voies d'invasion sont naturellement les larges vallées, notamment celles du Rhône et du Danube.

LES GRANDES ILES D'EUROPE

Corse et Sardaigne. — Au pliocène, la Corse et la Sardaigne formaient une péninsule (Tyrrhénéide) rattachée au massif des Maures en Provence, et à peu près parallèle à l'Italie; peut être le détroit de Bonifacio existait-il déjà, car la Sardaigne a une faune entomologique notablement différente de celle de la Corse. Au début du pleistocène, avant la période glaciaire, la Corse se sépara du continent, isolant ainsi des espèces qui vivaient sur le littoral circumméditerranéen, et qui ont pu se modifier légèrement dans les îles en devenant des variétés endémiques : c'est ainsi que le *Cervus corsicanus* de Corse et Sardaigne est une petite variété de *Cervus elaphus*, que le Lièvre de Sardaigne et celui de Corse sont des *Lepus europæus* et que le *Sus sardous* de Sardaigne n'est qu'une forme du Sanglier commun d'Eurasie. Les Urodèles *Euproctus montanus* et *Spelerpes fuscus*, de nombreux Insectes corso-sardes, n'existent plus en Provence, d'où ils ont été chassés peut-être par la période glaciaire, mais se retrouvent dans les Pyrénées, en Espagne, Italie ou Algérie. Enfin, il y a dans les deux îles des espèces disparues de partout ailleurs, qui y ont persisté comme dans une Réserve, entre autres des Insectes et le Mouflon des montagnes (*Ovis musimon*). Puisque les deux îles se sont séparées du continent avant l'arrivée des glaces, la faune montagnarde n'a pas ce caractère spécial que la période froide a imprimé aux Alpes voisines ; on y trouve, par exemple, les mêmes espèces d'Insectes que dans la plaine, l'époque d'apparition annuelle des animaux caractérisant seule la différence d'altitude.

Iles Britanniques. — La coupure entre l'Angleterre et la

'rance s'est faite au cours de la période glaciaire, puisque la remière a reçu les derniers Proboscidiens : la faune de la irande-Bretagne est assez pauvre en Mammifères et Reptiles, ans doute parce que l'invasion de la mer a empêché les mmigrations méridionales qui ont suivi la période glaiaire. Quelques Oiseaux (*Lagopus scoticus*, notamment), les almonides, un nombre considérable d'Insectes et de Molusques terrestres ont présenté, depuis la séparation d'avec continent, des mutations qui permettent d'en faire des ariétés endémiques, sinon des espèces.

L'Irlande s'est séparée du pays de Galles et de l'Écosse au leistocène, puisqu'elle a reçu le Renne et le Cerf aux bois igantesques (*Cervus giganteus*); sa faune est encore moins iche que celle de la Grande-Bretagne (seulement 4 Reptiles t Batraciens); il est assez singulier qu'elle présente des spèces spéciales qui paraissent d'origine méridionale (élément ibérien), comme la Limace *Geomalacus maculosus* du ord-ouest de la France et du Portugal, l'Araignée *Tegenaria ibernica*, et des Insectes (*Silpha subrotundata*, *Otiorhynhus auropunctatus*); sans doute, cette terre n'a pas été ouverte par les glaces dans sa région ouest, de sorte qu'elle pu conserver quelques représentants d'une faune prélaciaire.

Paléogéographie : Arldt, *Die Entwicklung der Kontinente und hrer Lebewelt*, Leipzig, 1907. — Haug, *Traité de Géologie*, 2. Paris. — Matthew, Hypothetical outlines of the continents in tertiary imes (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 22, 1906, 353). — Murray, *The eographical distribution of Mammals*, London, 1866. — Schmarda, *Die geographische Verbreitung der Thiere*, 3 vol., Wien, 1853 (bonne bibliographie ancienne). — Trouessart, La distribution géographique des animaux vivants et fossiles (*Le Naturaliste*, 28, 1906, et 9, 1907). — Wallace, *The geographical distribution of animals*, 2 vol., London, 1876 ; *Island Life*, 2e éd., London, 1892.

Australie : Pelseneer, La « Ligne de Weber » limite zoologique le l'Asie et de l'Australie (*Bull. Acad. roy. Belgique, Sc.*, 1904, 001). — Connexions des Amériques : Osborn, Ten years progress n the mammalian palæontology of North America (6e *Congr. int.*

Zool. Berne, 1905, 86). — Scharff, On an early tertiary land-connection between North and South America (*Amer. Natur.*, 43, 1909, 513). — Von Ihering, *Archhelenis und Archinotis*, Leipzig, 1907. — Afrique : Germain, Recherches sur la faune malacologique de l'Afrique équatoriale (*Arch. Zool. exp.*, 5e sér., 1, 1909, 1). — Madagascar : Trouessart, Les origines de la faune de Madagascar (*Revue Scient.*, 7, 1907, 129). — Inde : Sarasin (F.), Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon (*Zool. Jahrb.*, *suppl.* 12, 1910, 1). — Europe : Scharff, The history of the european Fauna, London, 1899. — Période glaciaire : Zschokke, Die Beziehungen der mitteleuropaischen Tierwelt zur Eiszeit (*Verhand. d. Zool. Ges.*, 18, 1908, 21). — Corse : travaux de Caziot, Ferton, Vodoz dans *Assoc. fr. p. avanc. Sc.*, 30e sess., Ajaccio, 1902.

LES MILIEUX ET LEURS FAUNES

Nous allons maintenant passer en revue les différents milieux que le monde animal a peuplés, en indiquant pour chacun d'eux l'origine de leur faune et les *caractéristiques* de leurs habitants. Parmi ces caractéristiques communes, les unes sont des *adaptations* qui répondent aux exigences inéluctables du milieu, et sont donc essentielles à la vie ; par exemple, la résistance aux changements de salure et de température chez les espèces littorales ou d'eau saumâtre, le pouvoir adhésif puissant des animaux marins qui habitent la zone littorale battue par les vagues, la présence chez les animaux qui mènent la vie terrestre d'un appareil respiratoire propre à absorber l'oxygène de l'air (poumons des Vertébrés terrestres, des Gastropodes Pulmonés, du Cyclostome, des Scorpions), etc.

D'autres caractéristiques ne correspondent pas à des nécessités adaptatives, mais leur fréquence est telle dans une faune donnée, qu'elles ont un lien certain avec des conditions du milieu ; ainsi la perte des yeux et la décoloration des téguments si communes chez les animaux qui mènent la vie souterraine ne sont assurément pas des adaptations, car il y a dans les cavernes des êtres oculés et colorés, et on ne voit pas en quoi des organes inutiles gêneraient leur possesseur

e sont des caractéristiques *induites* par le milieu, probablement corrélatives à des caractères vraiment utiles ou aux nstincts particuliers des animaux hypogés. La transparence rès grande des animaux dits pélagiques de la mer et des lacs st encore une caractéristique induite du même ordre ; sans tilité directe, elle est sans doute en corrélation avec la ichesse en eau des tissus, adaptation qui permet aux pélaiques de flotter.

Enfin il est très possible qu'un milieu donné détermine des uctuations analogues en agissant sur des animaux de même roupe et à peu près de même constitution, ou bien sur des rganes de même structure appartenant à des animaux très ifférents ; il n'est pas douteux que la lumière et la sécheesse spéciales des déserts ne contribuent à donner aux ndividus de ce milieu leur coloration caractéristique.

Il résulte de tout cela que les animaux d'un même lieu résentent entre eux des ressemblances d'ordres variés, ce u'on traduit en disant qu'ils sont *convergents*.

Le fait de la convergence, adaptative ou induite, est tellement épandu, que le simple aspect d'un animal révèle souvent on mode de vie : quand on connaît le facies de Hibou, on levine sans peine que le Singe *Nyctipithecus* (Amérique du Sud), les Lémuriens qui ont de grands yeux à fleur de tête ur une face plate (*Loris* de l'Inde), le *Tarsius* malais, sont les animaux qui dorment le jour et ne sont actifs que la nuit ; a Courtilière des jardins, la Chrysochlore d'Afrique, le Marupial *Notoryctes typhlops* d'Australie, suggèrent par leur acies de Taupe que ce sont des fouisseurs à mœurs analogues[1].

LA MER[2]

Dans l'Atlantique et la Méditerranée, les continents et les

1. Voir pour la convergence étonnante entre *Notoryctes* et *Chrysochloris*, ,eche, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Saügetiere *Zoologica*, Hft 49, 1907).

2. Renseignements généraux et bibliographie, voir Pruvot (*Ann. Biol.*, 2. 1896, 559).

îles plongent dans la mer suivant une pente variable, douce ou abrupte ; jusqu'à une profondeur de 200 mètres en moyenne c'est le *plateau* ou *socle continental* (fig. 73), formant autour des terres émergées comme une bordure plus ou moins étendue ; la Manche, la Baltique, la mer du Nord, l'Adriatique

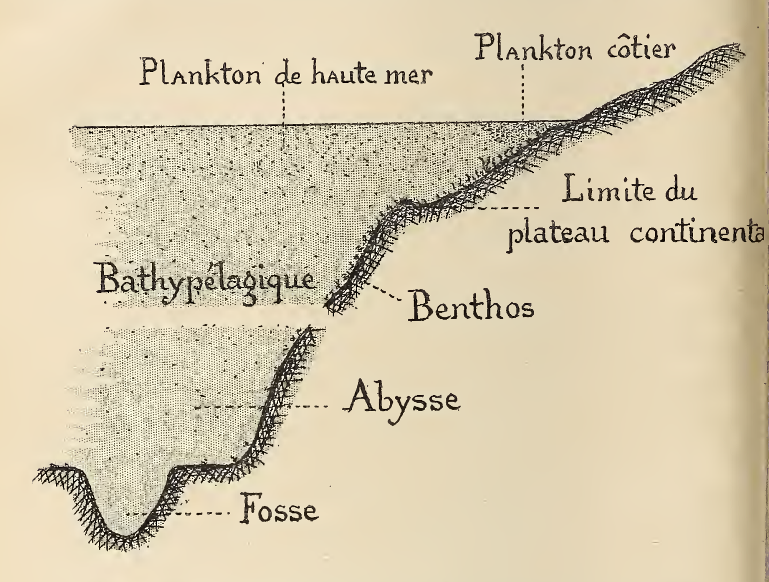


Fig. 73. — Coupe schématique montrant les régions de l'Océan et les rapports avec le continent.

dans sa partie nord, n'ont pas d'autre fond que ce plateau, qui ailleurs, sur la côte de Norvège, n'a que quelques dizaines de mètres de largeur. Le plateau et la couche d'eau qui le surmonte, dans laquelle pénètrent les rayons solaires rapidement atténués, sont richement peuplés d'animaux herbivores et carnassiers, surtout dans la zone qui s'étend de 0 à 80 mètres de fond ; c'est là que se fait la pêche au chalut.

Au delà du plateau, dont la limite est souvent marquée par une brusque dénivellation, la pente devient plus rapide et l'on passe presque brusquement aux fonds de 1.000 mètres et plus (abysses) ; la région abyssale a une profondeur très variable et présente des fosses dont la plus creuse a 9.636 mètres

(ravin des Carolines, au voisinage des îles Marianes, dans le Pacifique).

Les animaux qui vivent sur le fond, soit fixés ou rampants, soit faibles nageurs, composent le *benthos* (mot de Haeckel, de βένθος, fond de l'Océan); ceux qui nagent constamment ou *pélagiques*, composent le *plankton* (mot de Hensen, de πλαγκτός, errant).

PLANKTON [1]

Le plankton est constitué par les animaux qui vivent normalement en flottant; les uns, à moyens de locomotion faibles ou nuls, sont entraînés par les vents et les courants (pélagiques passifs), les autres, pélagiques actifs comme les Poissons et les Céphalopodes, sont capables de se déplacer indépendamment des courants. La population planktonique est formée de pélagiques *temporaires*, qui mènent cette vie spéciale seulement pendant une période de leur existence, tels les larves du benthos, les médusoïdes des Hydraires, les œufs flottants comme ceux des Sardines, et de pélagiques *parfaits*, les plus intéressants, qui passent toute leur existence à cet état.

Le plankton se rencontre aussi bien à la surface, dans la limite de pénétration des rayons solaires (plankton *de surface*, formé à la fois d'algues et d'animaux), qu'à des profondeurs variées au delà de cette limite (*bathyplankton*, uniquement animal); le bathyplankton est très uniforme dans toutes les mers, atlantique, antarctique et indienne, tandis que le plankton superficiel varie suivant la salure, la température, la présence de courants; certaines espèces de ce dernier présentent même des évanouissements périodiques, sans doute à la recherche de conditions de milieu convenables; il peut émigrer dans les profondeurs, car la « Valdivia » a capturé

1. Bibliographie complète pour tout ce qui concerne le plankton, dans Steuer, *Planktonkunde*, Leipzig, 1910. — Dollo, Les Poissons voiliers (*Zool. Jahrb. Syst.*, 27, 1909, 419).

vers 1300 mètres des Siphonophores, ainsi que *Salpa fusiformis*, qui est une forme typique du plankton de surface.

De plus, le plankton de surface présente des oscillations journalières en rapport avec l'éclairement ; une partie du plankton, négativement phototropique, monte à la surface vers onze heures du soir, et redescend vers quatre ou cinq heures du matin, à l'aube ; d'autres êtres, moins nombreux, exécutent la manœuvre inverse, quittant la surface peu après le coucher du soleil et n'y remontant que quelques heures après son lever, de sorte qu'une pêche au filet fin faite vers midi donne peu de plankton et ne renferme pas les mêmes espèces qu'une pêche faite au même endroit au milieu de la nuit.

Les mers froides, en particulier les mers polaires, sont très riches en plankton, ce qui règle l'abondance du poisson (Sardine, Hareng, Morue) ; la richesse en poisson du banc de Terre-Neuve est due à la rencontre, à ce niveau, du courant froid du Labrador, qui descend des côtes boréales de l'Amérique, et du courant chaud du Gulf-Stream qui vient du golfe du Mexique ; les pélagiques d'eau chaude sont tués par le courant froid et vice versâ, de sorte qu'il y a abondance de cadavres, dont s'alimentent les Poissons eurythermes. La Méditerranée est extrêmement pauvre en plankton, sauf en certains endroits privilégiés (baie de Villefranche, détroit de Messine et côte d'Alger), où il y a probablement des courants verticaux qui permettent le brassage des matières nutritives du fond à la surface.

Enfin, il y a dans le Pacifique, à l'ouest de la Patagonie, une vaste aire sans pélagique, véritable désert où les marins ne voient que très peu d'Oiseaux et de Poissons ; c'est là que l' « Albatross » a trouvé en grand nombre des dents de Requins et os de Cétacés, comme si ces animaux mouraient de faim lorsqu'ils sont engagés dans cette région désolée.

Le plankton de surface comprend de nombreux Protozoaires dont la Noctiluque, l'Actinie *Mynias* et le Cérianthaire *Dactylactis Benedeni*, beaucoup de Siphonophores, Méduses

et Cténophores, des Annélides (*Alciope*), des Mollusques (la Janthine, les *Pterotrachea*, Firole, *Atlanta*, le Nudibranche *Glaucus* qui se nourrit de Porpites, des Céphalopodes, les Chétognathes (*Sagitta*), beaucoup de Crustacés, parmi lesquels la Phronime et des Copépodes, un Hémiptère (*Halobates*) qui court à la surface de l'eau, beaucoup de Tuniciers (Appendiculaires, Salpes, Pyrosomes), des Poissons adultes et des œufs flottants (Gades, Pleuronectes, Sardine), des Tortues et des Cétacés ; il est assez rare que les formes jeunes des bathypélagiques fassent partie du plankton de surface. Ce plankton superficiel est parfois rassemblé en immenses essaims, qui se produisent en plein océan quand des courants se rencontrent ; l'expédition allemande du « National » a traversé un banc de Vélelles long de 260 kilomètres qui couvrait la mer à perte de vue.

Le bathyplankton renferme des échantillons de tous les groupes marins : des Siphonophores et Méduses, surtout violettes, brunes ou rouges, des Némertes (*Nectonemertes*, *Pelagonemertes*, *Planktonemertes*), des Annélides (*Tomopteris*), des Céphalopodes remarquables par leur consistance gélatineuse, beaucoup de Crustacés (Copépodes, Ostracodes Halocyprides, Amphipodes rouges ou bruns, Schizopodes et Décapodes souvent d'un rouge vif), des Holothuries (*Pelagothuria*) brunes et violettes, des Tuniciers, des Poissons bizarres à teinte noirâtre et à organes lumineux (*Eurypharynx*, *Macrurus*, *Malacosteus*), enfin les œufs de l'Anguille commune.

Caractères généraux des animaux planktoniques. — Pour que les pélagiques flottent naturellement, il faut qu'ils aient une densité à peine supérieure à celle de l'eau où ils vivent ; aussi les squelettes lourds sont-ils réduits au minimum : les coquilles de l'Atlante, de la Janthine, de l'unique Lamellibranche planktonique (*Planktomya Henseni*), et la carapace des Crustacés, sont d'une extrême minceur, tandis que les Poissons ont un squelette décalcifié ; beaucoup de pélagiques possèdent des appendices ou épines extraordinaires, équilibrant l'animal.

Chez les pélagiques de surface, il y a souvent des flotteurs, comme chez les Siphonophores (gros flotteur violet, rempli de gaz, des Physalies), dans les œufs de Sardines (goutte d'huile) ; la Janthine attache ses œufs à un radeau de bulles d'air adhérent au pied ; il y a même des voiliers, comme le Poisson *Histiophorus* dont la nageoire dorsale, haute de 1m,50, lui sert à prendre le vent comme le fait un bateau. Les organes des sens présentent un développement particulier ; il y a des yeux énormes chez les Céphalopodes, les Alciopes, les Crustacés *Streetsia* et *Hyperia* (fig. 74), et très souvent des statocystes, organes d'équilibration spécialement utiles à des organismes ballottés par les vagues. La phosphorescence est fréquente (Noctiluque, Cténophores, *Phyllirhoe*, Pyrosomes, et nombreux bathypélagiques à organes lumineux).



Fig. 74. — *Hyperia schizogeneios* ♀, Amphipode pélagique de surface à yeux énormes, long de 2mm. (Atlantique) (d'après Chevreux, *Campagnes de l'Hirondelle*, XVI, 1900).

Les couleurs fournissent encore d'intéressants caractères : la forte teneur en eau des tissus explique la transformation du conjonctif en gelée muqueuse et l'extraordinaire transparence de certains pélagiques, dont quelques-uns sont littéralement invisibles dans l'eau (Cténophores) ; mais souvent, tandis que la plus grande partie du corps est parfaitement invisible, les viscères réunis en *nucleus*, ou les organes génitaux, ou encore des appendices, sont vivement colorés et décèlent l'animal (Méduses, Salpes, etc.). Le bleu et le violet ne sont pas rares chez les pélagiques de surface, *Mynias*, Porpitides, Vélelles. *Physalia*, Janthine, *Glaucus* (bleu en dessus, blanc en dessous), Phronime (lilas), ainsi que chez les Pois-

sons (dos bleu et ventre argenté). Au contraire, les bathypélagiques sont rarement bleus ; leur gamme de coloration va du noirâtre au brun, ou du rouge vif au jaune.

On a souvent attribué une signification protectrice à la transparence et aux colorations bleues des pélagiques de surface, en supposant qu'elles devaient les dissimuler à la vue des Poissons nageant en dessous d'eux, ou des Oiseaux planant. C'est tout à fait improbable, car les pélagiques bleus comptent (à nos yeux) parmi les plus visibles, et les animaux qui se nourrissent de plankton l'engloutissent au hasard ou par grandes masses, à la manière des Cétacés, sans voir les individus, de sorte que l'avantage d'une faible visibilité devient illusoire.

BENTHOS LITTORAL

La région littorale comprend la bande de sol sous-marin qui borde les terres émergées, jusque vers 200 ou 250 mètres environ de profondeur ; elle a pour caractère principal la pénétration de la lumière solaire, ce qui permet la vie des plantes et des animaux herbivores.

Dans un pays donné, ce district littoral peut être divisé en zones ou *horizons* superposés, dont les faunes passent graduellement de l'une à l'autre ; ils sont caractérisés par la constitution du sol et les associations végétales et animales. Ces horizons varient extrêmement au point de vue faunique, suivant que l'on considère un pays rocheux, comme Roscoff et Saint-Jean-de-Luz, une région sableuse comme Arcachon, un estuaire ou un port envasé ; aussi, comme ils n'ont qu'une relation approximative avec les profondeurs et les niveaux des marées, ne faut-il pas songer à établir entre eux une concordance rigoureuse.

I. Zone sub terrestre (point de contact des faunes terrestre et marine). — Quand le facies est rocheux, on trouve, sur les pierres à peine arrosées à la haute mer par les embruns des vagues, la petite Balane *Chthamalus stellatus* et les petites

Littorina neritoïdes; dans les fentes des rochers courent les *Lygia oceanica*. Quand le facies est sableux, la région sub-terrestre de la plage, maintenue humide par capillarité, héberge d'innombrables Talitres, qui n'aiment pas à être immergés et fuient devant l'eau quand elle monte ; plus loin encore de la mer, sous les pierres et les débris végétaux, vivent les *Orchestia* avec de petits Insectes spéciaux. Cette zone sub-terrestre correspond à la surface externe des *trottoirs* formés d'algues calcaires (*Lithothamnion*) qui bordent les falaises méditerranéennes ; une Araignée (*Desidiopsis Racovitzai*) vit dans les trous des trottoirs de Banyuls, sur lesquels courent les *Pachygrapsus* et *Lygia italica*.

II. Zone littorale (**découvrant plus ou moins lors des marées**). — La partie supérieure de cette zone découvre à toutes les marées ; quand il y a des rochers, des quais, voire même des pieux, sur lesquels peuvent se fixer des Algues, on voit au-dessous de la zone sub-terrestre une *zone à Fucus*, qui manque naturellement dans les facies de sable pur ou de sable vaseux. La zone à Fucus, là où elle est très battue par les vagues, n'a comme habitants que des animaux capables d'adhérer très solidement, Patelles, Moules, des Balanes, le *Pollicipes*.

Quand le facies est sableux, la partie supérieure des plages est presque azoïque dans les grandes étendues de sable mobile ; elle est au contraire assez riche dans les endroits abrités où le sable est fixe (*Cardium edule* et autres Mollusques, Annélides, Synaptes) ; quand le sable est mélangé de vase, c'est la plage à Arénicoles où abondent les Crabes ; un peu plus bas, là où il y a beaucoup de boue et un mélange d'eau douce, apparaissent les *Mya arenaria*.

La zone littorale moyenne a une flore et une faune qui varient beaucoup suivant la nature du sol ; sur les rochers fermes, qui ne sont pas trop battus par les vagues, se fixent des *Himanthalia*, et bien au-dessous d'eux, de grandes Laminaires ; c'est à ce niveau, surtout dans les grottes obscures formées par

des rochers surplombants, qu'on trouve une faune extrêmement riche d'animaux fixés qui couvrent littéralement les parois. — Sur le fond de cailloutis et de gravier, formant de petites mares où il reste toujours de l'eau, poussent des *Cystoseira* ou des Corallines, avec souvent des Oursins (*Paracentrotus lividus*) et des Actinies. — Sur la côte du Cotentin, ces petites mares sont tapissées d'un enduit rosé, qui est l'Algue calcaire *Lithothamnion*; elles abritent une riche faune d'Annélides sédentaires calcicoles. — Sur le sol sablo-vaseux, il y a des herbiers de Zostères (remplacés dans la Méditerranée par les Posidonies), entremêlés avec des zones de sable fin ou de gravier (plage inférieure), riches en Annélides et en Lamellibranches (*Solen*, Mactre, *Donax*). Les *crassats* d'Arcachon où l'on élève les Huîtres (sable vaseux) sont à peu près à la hauteur des herbiers et des plages à *Solen*.

III. Zone littorale profonde ou région côtière (ne découvrant à aucune marée). — Cette zone profonde se continue avec la zone littorale moyenne ; à la suite des herbiers de Zostères, des roches à Laminaires ou des sables de la plage inférieure, qui peuvent descendre bien au-dessous des plus basses eaux, viennent des horizons variés, par exemple le *maerl*, formé par des Floridées calcaires et des coquilles brisées, où l'on rencontre dans la Manche l'*Echinocyamus* et l'*Amphioxus*, les fonds dits coralligènes, tapissés de concrétions cimentées par des Algues, des Éponges, des Bryozoaires rameux ; plus en dessous encore, il y a des plateaux rocheux entremêlés de plaines de sable (c'est là que dans la Manche apparaissent pour la première fois les Brachiopodes, à partir d'une quarantaine de mètres de profondeur) ou bien une zone de vase côtière, habitat du *Maïa* et de l'*Aphrodite*.

Dans la Méditerranée, sur la falaise à pente rapide qui sépare le plateau continental des fonds abyssaux, sont fixés des Coralliaires (*Amphihelia*, *Lophohelia*, *Corallium*), accompagnés de Brachiopodes, du bel Oursin *Dorocidaris*, etc.

FACIES TROPICAUX

Sous les tropiques, les côtes plates et sans ressac de l'Atlantique et de la région indo-malaise, aux larges estuaires de fleuves, sont bordées d'une zone plus ou moins large de plantes adaptées au sel (Palétuviers, Verbenacées, le Palmier *Nipa*, etc.), dont les racines sont découvertes à marée basse. Des Huîtres et des Balanes sont fixées sur les racines, avec des

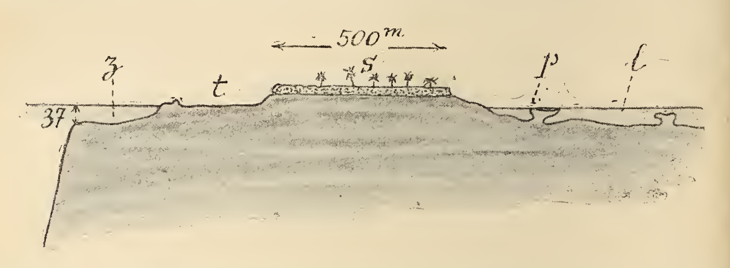


Fig. 75. — Demi-coupe d'un îlot corallien de Polynésie : *l*, lagon ; *p*, pâtés de coraux ; *s*, sol de l'îlot ; *t*, table de récifs découverts à marée basse ; *z*, zone où prospèrent les coraux jusqu'à une profondeur de 37 mètres (d'après Seurat, *Bull. Mus. océanogr. Monaco*, n° 65, 1906).

Littorines, et sur la boue du fond grouillent les Poissons et les Crabes ; c'est le facies de la *mangrove*.

Un autre facies littoral est celui des *récifs madréporiques* (fig. 75), dont les trottoirs d'algues calcaires de la Méditerranée sont un modèle excessivement réduit. Le benthos qui s'étend depuis la zone sub-terrestre jusqu'à 45 mètres de profondeur est constitué par des Coralliaires (*Porites*, Madrépores, Astrées, Méandrines, Montipores, *Fungia*), des Millépores et des algues calcaires, organismes qui réclament pour se développer une température ne s'abaissant jamais au-dessous de 20°. Entre les groupes de coraux vit une riche faune, aux splendides couleurs, constituée par des légions de Poissons, des Holothuries (Trépang), des Tridacnes, l'Annélide Palolo, des Actinies de grande taille, d'innombrables animaux perceurs et mangeurs de sable, et dans les lagunes, la *Margaritifera*, productrice de nacre et de perles.

Facies du benthos littoral de France : de Beauchamp, Quelques observations sur les conditions d'existence des êtres dans la baie de Saint-Jean-de-Luz (*Arch. Zool. exp.*, 4e sér., 7, 1907, *Notes et Revue*, IV). — Dollfus (A.), Les plages du Croisic (*Feuille jeunes Natur.*, 18, 1888, 14). — Ferronnière, *Etudes biologiques sur les zones supralittorales de la Loire-Inférieure*, thèse de Paris, 1901. — Joubin, Cours d'Océanographie (*Bull. Mus. océan. Monaco*, nos 71, 72, 74, 1906) ; La presqu'île de Quiberon (*même recueil*, no 92, 1907). — Marion, Esquisse d'une topographie zoologique du golfe de Marseille ; Considérations sur les faunes profondes de la Méditerranée (*Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, 1, 1883, nos 1 et 2). — Pruvot, Distribution générale des Invertébrés de la région de Banyuls (*Arch. Zool. exp.*, 3e sér., 3, 1895, 629) ; Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale, etc. (*Arch. Zool. exp.*, 3e sér., 5, 1897, 511).

Seurat, Cours d'Océanographie. Les îles coralliennes de la Polynésie, etc. (*Bull. Mus. océan. Monaco*, no 65, 1906).

FAUNE ABYSSALE (BENTHOS ET PLANKTON)

Le fond du bassin des Océans, à quelque distance des côtes, est tantôt une plaine aux pentes insensibles, tantôt un terrain accidenté, mais aux contours amollis, recouvert d'une vase fine et molle, argileuse ou calcaire, analogue comme consistance à du beurre en été ; la température est uniforme et voisine de 0° ; l'eau sans mouvements, obscure par places, est éclairée en d'autres points par des lueurs phosphorescentes. Les habitants des abysses sont forcément carnassiers, puisque les plantes ne peuvent vivre sans lumière solaire ; ils poursuivent des proies vivantes ou guettent au passage les cadavres qui tombent incessamment de la surface ; certains Poissons, des Crustacés et surtout des Échinodermes, mangent la vase du fond. On a trouvé des animaux, rares à la vérité, jusqu'à 6.035 mètres de profondeur (archipel du Cap Vert) ; la population paraît groupée par colonies plus ou moins distantes les unes des autres, séparées par des espaces à peu près azoïques.

Les modifications les plus curieuses que présentent les animaux des abysses sont en rapport avec l'éclairement. Les grands fonds sont assurément illuminés, dans les régions

peuplées, par les lueurs phosphorescentes qu'émettent un grand nombre de leurs habitants; aussi, malgré l'absence totale de la lumière solaire, les animaux abyssaux sont-ils loin de présenter la coloration blanche par absence de pigment, si caractéristique des animaux des cavernes. Au contraire, ils ont souvent des teintes superbes, vives et variées, parmi lesquelles dominent les rouges, violets et pourpres[1]; les Poissons bathypélagiques sont noirs; il y a rarement du vert, presque jamais de bleu et de blanc, contrairement à ce qui se produit pour la faune de surface; il y a une absence frappante d'homochromie entre la couleur gris verdâtre de la boue du fond et celle des animaux qui la recouvrent.

La grande majorité des animaux nageurs possède des organes producteurs de lumière, qui ont les structures et occupent les positions les plus variées. Tantôt l'animal entier est phosphorescent, comme beaucoup d'Étoiles de mer, certains Requins, les Gorgonides qui forment sans doute au fond des mers des oasis lumineuses à la clarté desquelles vivent une quantité d'animaux, tantôt il y a des *appareils photogènes* très différenciés, véritables fanaux projetant dans des directions déterminées des faisceaux de lumière colorée (Céphalopodes, Euphausides et Poissons); il peut y en avoir des milliers comme chez *Dactylostomias*, où ils se trouvent près l'un de l'autre dans la peau, comme les glandes cutanées d'une Salamandre, ou bien les organes sont peu nombreux et hautement différenciés.

Chez les Poissons nageurs (les benthiques n'ont pas d'organes photogènes), la disposition la plus fréquente est la rangée unique ou double le long des flancs de l'animal; chez *Stomias* (fig. 76), ces petits organes, ressemblant à des perles, comprennent des cellules glandulaires productrices de lumière, surmontées de cellules réfringentes formant len-

1. Il y a peut être une relation entre la fréquence de ces teintes rouges et le fait que la lumière abyssale est particulièrement riche en rayons verts, complémentaires.

tille; en avant de la lentille, est placé un miroir; le tout est

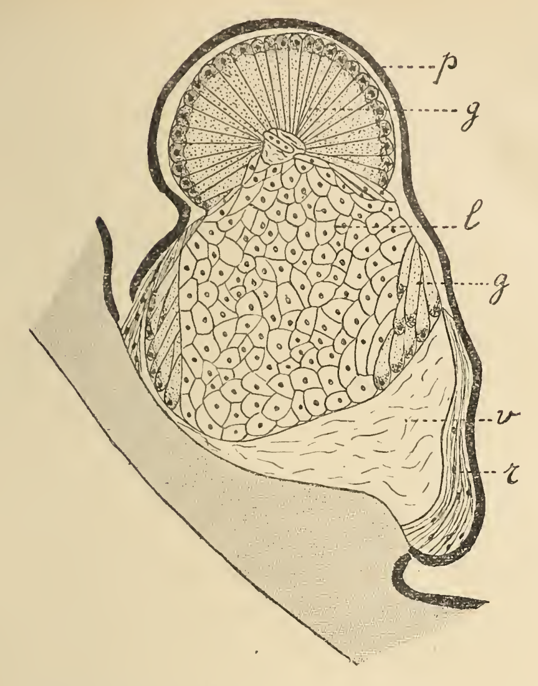


Fig. 76. — Coupe d'un organe photogène de *Stomias*: *g*, cellules photogènes; *l*, lentille réfringente; *r*, réflecteur; *v*, corps vitré; *p*, manteau pigmentaire (d'après Brauer, *Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges.*, 14, 1904).

enveloppé du côté profond par un manteau de pigment

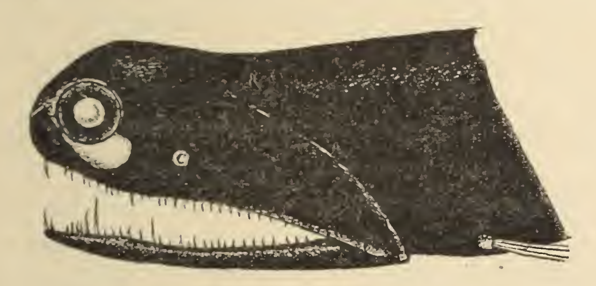


Fig. 77. — Tête de *Malacosteus indicus*, montrant deux organes photogenes; celui qui est sous l'œil brille en rouge rubis, tandis que le postérieur, oculiforme, brille en vert (d'après Chun, *Aus den Tiefen des Weltmeeres*, Iena, 1900).

foncé, tandis que du côté extérieur le tégument est transpa-

rent à la façon d'une cornée. Chez l'*Halosauropsis macrochir* (1.300 à 1.400 mètres, Açores), ces organes latéraux sont recouverts de petits volets noirs, mobiles, qui masquent la lumière quand ils sont baissés, de sorte que l'animal peut éteindre subitement ses fanaux. Chez *Malacosteus* (fig. 77), il y a de nombreux points brillants sur tout le corps, et en plus de gros organes placés derrière chaque œil, de structure différente, et produisant de la lumière bleue et verte. Enfin, les

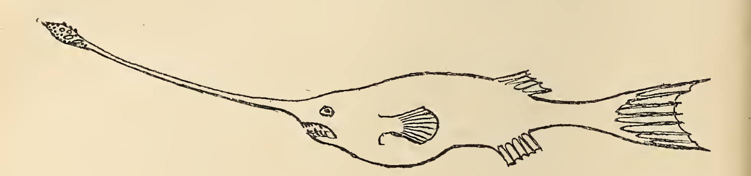


Fig. 78. — *Gigantactis Vanhöffeni*, portant un organe lumineux au bout d'un long tentacule céphalique (d'après Brauer).

fanaux peuvent être placés au bout de barbillons (fig. 78), sur les nageoires, etc.

Chez les Céphalopodes, les organes photogènes, de types extrêmement variés, sont disposés tantôt autour de l'œil même (*Leachia cyclura*), tantôt à la surface du corps et des bras. L'appareil photogène d'*Histioteuthis bonelliana*, un des plus différenciés qui soient (fig. 79), est doublé d'un réflecteur et d'un écran noir opaque, et surmonté de deux lentilles, de sorte que la lumière peut être projetée dans deux directions perpendiculaires l'une à l'autre ; et il y a au-dessus un miroir étalant encore les rayons. De plus, il semble que l'animal peut changer la teinte de sa lumière, en faisant passer devant la lampe des chromatophores rouges, verts ou bleus ; aussi Verany et Joubin, qui ont vu vivants de tels Céphalopodes, disent-ils qu'ils sont parsemés de rubis, de topazes, de saphirs et d'émeraudes ; et Chun appelle *Thaumatolampas* (le flambeau merveilleux) un Céphalopode brillant de 26 magnifiques fanaux rouges et bleus.

Enfin, chez les Crustacés Schizopodes, les organes sont

incorporés soit dans l'œil même, soit à la base de certaines pattes thoraciques ou à la face ventrale des anneaux abdominaux; l'organe thoracique (fig. 80, *Nematoscelis*) comprend comme d'ordinaire un réflecteur, recouvert extérieurement d'une couche de pigment rouge, puis des cellules photogènes et une lentille réfringente; l'organe intraoculaire n'a pas de lentille.

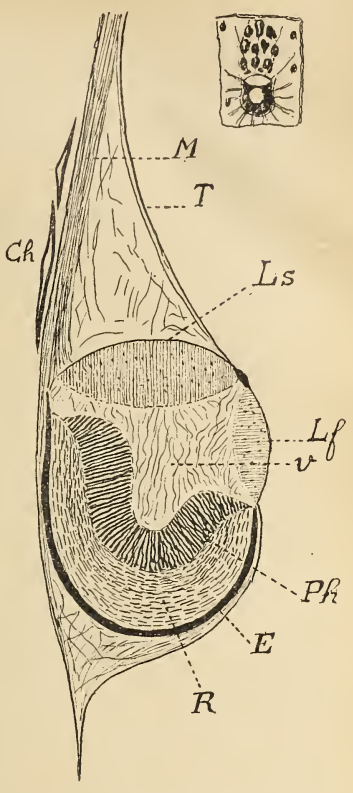


Fig. 79. — Coupe sagittale d'un organe photogène d'*Histioteuthis bonelliana*; *Ch*, chromatophores formant écran; *E*, écran noir; *Lf*, lentille frontale; *Ls*, lentille supérieure; *M*, miroir supérieur; *Ph*, couche photogène; *R*, réflecteur; *T*, surface externe du tégument; *v*, corps vitré.
En haut, fragment de peau de la surface ventrale, montrant de face un organe lumineux; on voit nettement les deux lentilles et les chromatophores situés derrière le miroir supérieur (d'après Joubin, *Bull. Soc. scient. méd. Ouest*, 1894).

Quelle peut être la signification de la phosphorescence si fréquente chez les animaux du plankton et du benthos abyssal? Remarquons tout d'abord que la phosphorescence se rencontre aussi, mais peut-être moins fréquemment, chez les pélagiques de surface et le benthos côtier (Bactéries photogènes, Noctiluque, *Pelagia noctiluca*, Pennatule, divers Ophiures et Annélides (Polynoïdiens, Chétoptère), Pholade, etc.), où elle n'a probablement aucune utilité pour le possesseur. Mais dans les abysses, la production de lumière peut être devenue une fonction utile, soit en éclairant l'espace devant les chasseurs, à la manière des lanternes d'automobiles, ce qui leur permet de découvrir leurs proies, soit en attirant

les petits animaux luciphiles, de la même façon qu'on attire les Poissons et les Seiches en pêchant au flambeau ou en immergeant des lampes à incandescence ; c'est bien probablement le rôle des barbillons qui portent à leur extrémité un organe

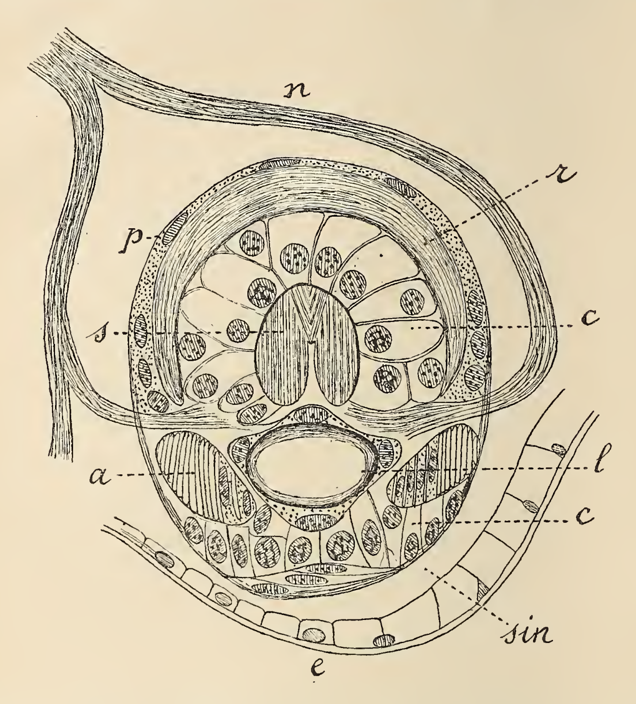


Fig. 80. — Coupe sagittale de l'organe lumineux thoracique chez l'Euphauside *Nematoscelis rostrata ; a*, lamelles de rôle inconnu formant un anneau ; *c*, cellules photogènes ; *e*, épiderme ; *l*, lentille ; *n*, nerf ; *p*, couche de pigment rouge ; *r*, réflecteur ; *s*, corps strié d'où émane la lumière ; *sin*, sinus sanguin (d'après Chun, *Biol. Centr.*, 13, 1893).

lumineux ; le Poisson capture les proies qui sont attirées de loin par cet appât. Il est possible encore, comme l'a suggéré Brauer, que les innombrables variations de l'intensité de couleur et de la disposition des feux, associées avec une remarquable constance dans une espèce donnée, constituent un système de marques de reconnaissance entre les sexes ou les animaux sociaux, remplaçant ainsi dans les abysses les couleurs des animaux de surface ; chaque espèce et même chaque sexe

ayant sa silhouette lumineuse propre, particulièrement brillante chez les nageurs, pour lesquels la rencontre des sexes est plus problématique. Mais on ne saurait généraliser absolument, car il y a des animaux aveugles (le Poisson *Ipnops Murrayi*, le Pantopode *Colossendeis gigas*) qui sont cependant phosphorescents.

Les yeux présentent des modifications très singulières et en apparence contradictoires, puisqu'il y a des espèces aveugles ou dont les yeux sont en voie de régression, et d'autres où les yeux sont volumineux et perfectionnés. Les espèces aveugles comprennent quelques Poissons (les Brotulides *Barathronus bicolor* benthique, par 1.289 mètres, et *Aphyonus* vivant dans la vase ; la Torpille *Benthobathis Moresbyi*, par 780 mètres), de nombreux Gastropodes et Étoiles de mer, 2 à 3 p. 100 des Crustacés ; dans ce dernier groupe, les aveugles sont tantôt des espèces de fond, comme l'Eryonide *Polycheles* (5.000 mètres), la Galathée *Galathodes* (4.100 mètres), tantôt des bathypélagiques, comme le Décapode *Eryoneicus* et divers Mysidés (*Boreomysis scyphops, Petalophthalmus armiger*). Parmi les Crabes, tous animaux de fond, il semble que les Crabes sédentaires (*Cymonomus*), qui ont de gros œufs comme ceux d'une Écrevisse et par conséquent pas de larves pélagiques, ont les yeux atrophiés, tandis que ceux des mêmes profondeurs, mais agiles et ayant des œufs petits et nombreux (*Geryon*), donc une larve Zoé pélagique, ont les yeux conservés ; or, on sait que les larves pélagiques effectuent souvent des migrations verticales considérables, et on a supposé que ces larves de Crabes abyssaux pouvaient arriver dans une zone d'eau éclairée ; l'influence des rayons lumineux, agissant temporairement à chaque génération, aurait enrayé l'atrophie des yeux comparativement à ceux des espèces dont les jeunes mènent d'emblée la vie benthique dans les abysses obscures. L'explication est médiocrement satisfaisante. Cependant, il est à noter qu'il n'y a aucun Céphalopode, aucun Poisson bathypélagique qui soit aveugle.

De même que dans les cavernes de la surface terrestre, on trouve non seulement des aveugles, mais des formes dont les yeux sont en voie plus ou moins avancée d'atrophie, depuis la suppression du pigment et des facettes cornéennes (la forme de l'aire cornéenne étant seule conservée) jusqu'à la diminution du nombre des ommatidies et la suppression totale des tissus nerveux de l'œil (*Munidopsis,* dont l'œil apparemment intact est rempli de conjonctif), et enfin le changement de forme et l'immobilisation des tiges oculaires. Toujours comme pour les hypogés, les yeux peuvent exister bien développés chez la larve, puis entrer en régression à partir d'un certain stade (le Thalassinide de grands fonds *Calocaris Mac Andreæ*). On a cru pendant longtemps à une influence bathymétrique : en effet, le Crabe *Cyclodorippe uncifera*, par exemple, pris à une profondeur de 50 mètres (Japon), a des yeux bien pigmentés et de longues tiges oculaires, tandis que la même espèce, de 500 à 600 mètres, n'a pas trace de pigment foncé (yeux rouges); de plus il a peu d'ommatidies, du reste dégénérées, et des tiges courtes; *Cirolana neglecta* (Atlantique) a des yeux normalement pigmentés dans les exemplaires côtiers (19 mètres); la pigmentation s'efface notablement jusqu'à 1.200 mètres, et disparait totalement vers 1.300 mètres, les yeux persistant cependant. Mais que de contradictions ! *Cirolana borealis,* à 1.210 mètres, a des yeux de pigmentation normale ; et si *Boreomysis scyphops,* de 3.400 mètres, est aveugle (ses pédoncules oculaires étant remplacés par des expansions cupuliformes), *Boreomysis obtusata* a de gros yeux d'apparence normale jusqu'à 5.000 mètres; un même coup de drague rapporte d'une même profondeur des formes à yeux bien développés et d'autres à yeux rudimentaires; le Crabe *Cymonomus granulatus*, qui vit de 200 à 2.500 mètres, compte des races dont les unes ont des yeux pédonculés mobiles, tandis que d'autres sont aveugles, avec pédoncules rostriformes immobiles, et cela sans rapport précis avec la profondeur.

Mais en somme les faits d'atrophie sont plutôt exceptionnels,

et l'on relève plus souvent des cas d'hypertrophie analogues à ceux que fournissent sur terre les animaux qui vivent dans un milieu peu éclairé, comme les crépusculaires et nocturnes. Les yeux peuvent devenir énormes, jusqu'à un sixième de la longueur du corps chez le Schizopode *Stylocheiron mastigo-*

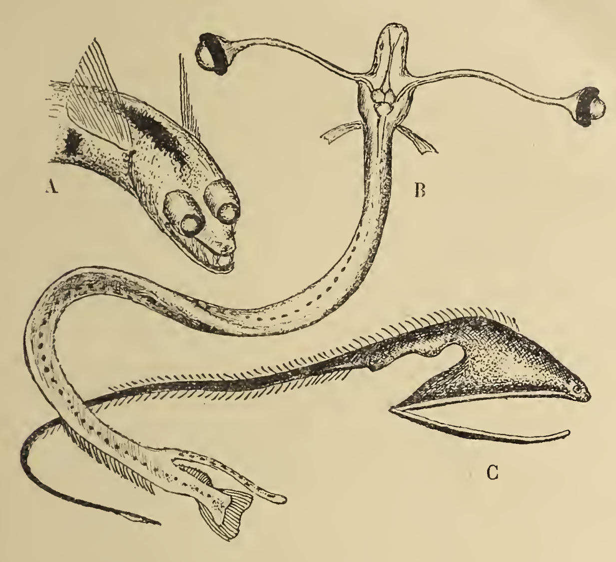


Fig. 81. — A. Poisson bathypélagique (golfe de Guinée et Océan Indien) montrant des yeux télescopiques dirigés horizontalement en avant ; B, *Stylophthalmus*, forme jeune d'un bathypélagique de l'Océan Indien (2 000 m.) ; C, *Megalopharynx*, Anguille bathypélagique (3 500 m.) du golfe de Guinée. (D'après Chun, *Aus den Tiefen des Weltmeeres*, Iena, 1900).

phorum ; ils sont parfois portés sur de longs pédoncules (fig. 81, B), comme chez certains jeunes Céphalopodes et des larves de Poissons (*Stylophthalmus* de Brauer). Il est curieux que l'Anguille, qui va pondre en mer à des profondeurs d'environ 1000 mètres, acquière lors de sa migration des yeux énormes, en même temps qu'une pigmentation intense.

Une modification des plus curieuses, qui se rencontre à des degrés divers chez des Poissons, Céphalopodes et Crustacés, tous bathypélagiques carnassiers, est celle que Chun a désignée sous le terme d'*yeux télescopiques* (fig. 81, A). Alors que les yeux de Poissons et Céphalopodes normaux sont aplatis,

placés latéralement et ont un champ nettement distinct, les yeux télescopiques sont allongés, plus ou moins cylindriques, rapprochés sur la ligne médiane et parallèles comme les deux tubes d'une jumelle de théâtre; la rétine est très épaisse au

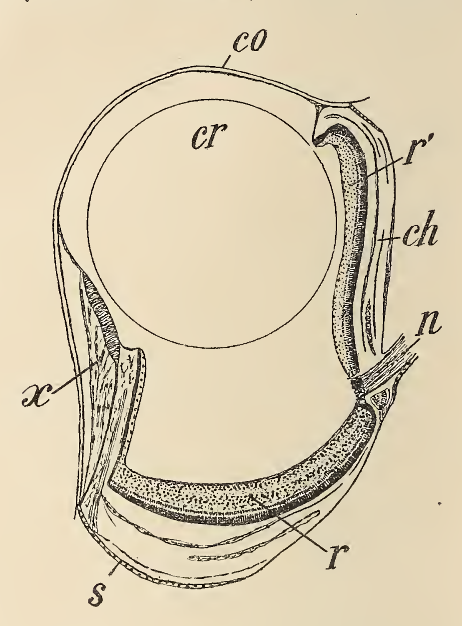


Fig. 82. — Coupe sagittale de l'œil télescopique de *Dissomma anale* : *ch*, choroïde ; *co*, cornée ; *cr*, cristallin ; *n*, nerf optique ; *r*, rétine principale ; *r'*, rétine accessoire ou latérale ; *s*, sclérotique, *x*, appareil jouant probablement un rôle dans l'accommodation (d'après A. Brauer, *Verhandl. deutsch. Zool. Ges.*, 12, 1902).

fond de l'œil, et il y a souvent une rétine accessoire sur le côté ; la cornée est très convexe, le cristallin énorme et l'iris rudimentaire (fig. 82). Il semble bien que ces yeux sont très myopes et donnent en vision binoculaire la vision très nette des objets à faible distance; la rétine latérale ne peut donner d'images, mais seulement des perceptions de mouvement.

Chez les Crustacés bathypélagiques, les yeux présentent des modifications qui se rencontrent aussi chez des pélagiques superficiels : ils se différencient (fig. 83) en une région frontale et une région latérale ; les facettes de la région frontale

s'allongent, ce qui est peut-être une adaptation parallèle aux yeux télescopiques, révélant à l'animal des points lumineux mobiles, passant près et au-dessus de lui ; la région latérale conserve la structure normale. Les yeux des animaux abyssaux ont un pigment iridien et rétinien peu abondant ou même

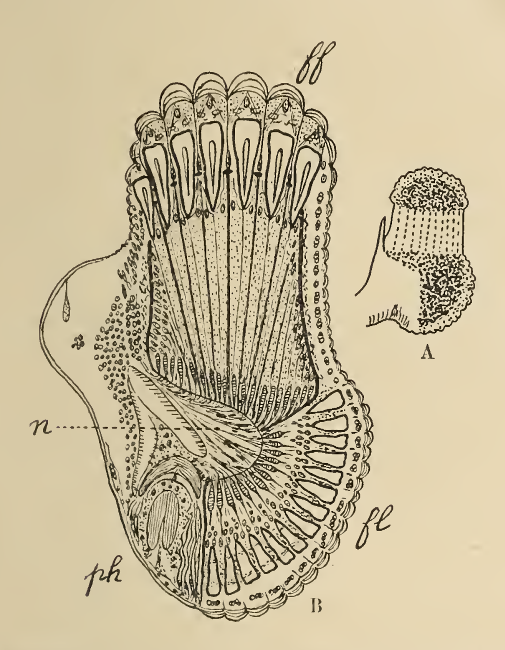


Fig. 83. — A, pédoncule oculaire droit du Myside *Euchætomera merolepis*, montrant les deux zones visuelles (Océan Indien, 2 000 m.) (d'après Illig, *Zool. Anz.*, 32, 1908).
B, coupe sagittale du pédoncule oculaire de *Stylocheiron mastigophorum* : *ff*, facettes frontales ; *fl*, facettes latérales : *n*, nerf optique ; *ph*, organe photogène juxta-oculaire (D'après Chun, *Biol. Centr.*, 13, 1893).

nul, et quand ce pigment persiste, il se fixe dans une position qui correspond à la position d'obscurité chez les animaux de la surface.

Les yeux ne sont pas les seuls organes des sens qui fournissent des caractéristiques aux formes abyssales ; les appendices tactiles ont souvent un développement extraordinaire, comme les grandes pattes et antennes des Crustacés (quelques *Aristeus* ont des antennes d'un mètre et demi de long), les

prolongements de rayons de nageoires ou les barbillons de beaucoup de Poissons (fig. 78). Ces appendices démesurés renseignent évidemment l'animal sur l'approche d'un autre être ou la présence d'obstacles ; il y a même une espèce de suppléance, comme chez *Bathypteroïs longipes*, qui a de très petits yeux et manque d'organes photogènes, mais dont le premier rayon de la nageoire pectorale se prolonge en un filament bifide aussi long que le corps.

Les animaux bathybenthiques qui vivent sur une vase molle ont souvent des pattes immenses, de sorte qu'ils ne s'enfoncent pas dans leur support (*Colossendeis,* Crabes du groupe des *Latreillea* et *Macrocheira*) ; les larges faces plantaires des Holothuries abyssales, les profondes racines des Éponges et des Crinoïdes sont des dispositifs également en rapport avec la nature du fond.

Origine de la faune abyssale. — La faune abyssale s'est constituée par des émigrations partant du benthos littoral ou des pélagiques de surface, et cette émigration continue sans doute encore de nos jours, car il y a bien des intermédiaires entre les formes de surface et celles des grands fonds. Aussi n'a-t-on point trouvé de groupes spéciaux dans les abysses.

Les ancêtres des animaux actuellement abyssaux ont sans doute gagné peu à peu les grands fonds, quand ils présentaient des dispositifs leur permettant d'y vivre; le fait est qu'il n'est pour ainsi dire aucune de leurs caractéristiques qui ne puisse se rencontrer, mais isolément et rarement, chez des formes de surface. En voici un curieux exemple : on a trouvé dans l'archipel malais deux Poissons de la famille des Carangues, le *Photoblepharon palpebratus* (fig. 84) et l'*Anomalops katoptron*, qui ont sous l'œil des organes phosphorescents identiques à ceux des Poissons de grands fonds; et comme chez ceux-ci, leur couleur générale est brun foncé ; or, ce sont des Poissons de surface authentiques, comme les autres Carangues, et il y a peu de chances pour que ces deux espèces soient des reve-

nants des abysses ; on peut dire qu'elles sont *préadaptées* à la vie profonde.

La vie abyssale date des premiers jours de la Terre, car on trouve à l'époque cambrienne des Trilobites aveugles (Agnostides, Trinucléides) et des Trilobites à très gros yeux (*Æglina*, *Phacops*) qui semblent bien indiquer des formes de grands fonds. Les eaux profondes ont joué souvent le rôle d'une



Fig. 84. — *Photoblepharon palpebratus* (archipel malais), montrant l'organe photogène sous-oculaire (d'après Steche, *Zeit. f. wiss. Zool.*, 93, 1909).

Réserve, abritant et conservant les représentants de groupes détruits dans les eaux de surface par la concurrence plus rude : c'est la retraite des Crinoïdes à tige (*Pentacrinus, Rhizocrinus*, *Hyocrinus*, etc.), des Oursins à plaquettes molles (*Phormosoma*), des Pleurotomaires, de nombreux Brachiopodes, du Crabe *Dicranodromia* allié aux Prosoponides de la craie, des Eryonides proches parents de l'*Eryon* de Solenhofen, de Sélaciens archaïques comme le *Chlamydoselache* et les Chimères.

Renseignements sur la faune abyssale dans plusieurs livres de semi-vulgarisation : Dollo, *La Vie au sein des mers*, Paris, 1891 ; Filhol, *La vie au fond des mers*, Paris, 1886 ; E. Perrier, *Les explorations sous-marines*, Paris, 1886. — Voir surtout Chun, *Aus den Tiefen des Weltmeeres*, 2e éd., Iena, 1903. — Joubin, Cours d'Océanographie (*Bull. Mus. océan. Monaco*, n° 45, 1905). — Résultats des

grandes explorations sous-marines (*Challenger*, *Travailleur* et *Talisman*, *Blake*, *Princesse-Alice*, *Valdivia*, etc.)

Yeux et organes photogènes : Brauer, Die Tiefseefische (*Wiss. Ergeb. Valdivia*, 15, 1906-08). — Chun, Leuchtorgan und Facettenauge (*Biol. Centr.*, 13, 1893, 544). — Ray Lankester, On the modification of the eye peduncles in Crabs of the genus Cymonomus (*Quart. Journ. micr. Sc.*. 47, 1904, 439). — Steche, Die Leuchtorgane von Anomalops katoptron und Photoblepharon palpebratus (*Zeit. f. wiss. Zool.*, 93, 1909, 349).

FAUNES MARINES

Bien que les mers soient en apparence continues, il y a cependant des régions fauniques qui pratiquement sont séparées les unes des autres ; un seuil souterrain, par exemple, oppose à la propagation du benthos abyssal une barrière infranchissable, au-dessus de laquelle passent seulement les pélagiques ; de même une profonde dépression océanique empêche la migration des formes littorales, surtout si celles-ci n'ont pas de larves nageuses. Les facteurs de la distribution des animaux marins sont les rapports géologiques des mers anciennes, difficiles à préciser, les courants, surtout importants pour le benthos à larves pélagiques, et enfin la température qui entraîne toutes sortes de conditions chimiques. Il y a en somme une faune tropicale atlantique et une faune tropicale indo-pacifique (y compris la mer Rouge), où prédominent les Coraux, Mollusques et Foraminifères, capables de fabriquer un épais squelette aux dépens des sels de calcium dissous dans les eaux chaudes ; chacune de ces faunes se fond insensiblement avec une faune tempérée, qui passe elle-même aux faunes circumpolaires arctique et antarctique. Comme le Pacifique et l'Atlantique ont eu autrefois et ont aujourd'hui encore de larges communications, il y a des espèces cosmopolites, d'origine probablement très ancienne, comme le *Crangon vulgaris* des côtes tempérées d'Europe et des côtes pacifiques du Japon et de l'Amérique ; d'autres espèces, plus modernes, ont des aires plus restreintes ; les Langoustes d'Europe,

d'Afrique et d'Amérique, par exemple, sont propres à l'Atlantique.

Atlantique. — La côte ouest de l'Europe-Afrique et la côte orientale de l'Amérique ont des faunes parallèles ou substitutives, avec quelques espèces communes (Brachiopodes, *Asterias rubens*, *Synapta inhærens*, etc.); comme les larves de celles-ci n'ont certainement pas traversé l'immense étendue qui les sépare aujourd'hui, il est probable que l'extension de ces animaux s'est effectuée le long de terres aujourd'hui disparues, comme par exemple le continent brasilio-africain. Un facies spécial de la faune atlantique est celui de la mer des Sargasses ; ces Fucacées flottantes, d'origine inconnue, forment à la surface des amas plus ou moins denses qui abritent une faune spéciale, où dominent les teintes homochromes verdâtres et brunes : des Poissons marcheurs, *Pterophryne tumida* et *gibba*, qui ne peuvent être que d'origine benthique, le *Syngnathus pelagicus*, les Crabes pélagiques *Neptunus Sayi* et *Nautilograpsus minutus*, des Crevettes (*Virbius acuminatus*), des Nudibranches (*Scyllœa pelagica*, *Spurilla neapolitana* [qui vit aussi sur la côte atlantique et méditerranéenne], etc.).

Méditerranée. — La Méditerranée, qui est isolée de l'Atlantique par le seuil de Gibraltar, se comporte comme une mer intérieure ; l'eau des régions profondes, au lieu d'être à 0°, est à 13° environ, à partir d'à peu près 300 mètres. La faune des eaux superficielles est très riche, tandis que les abysses sont pauvres en animaux ; cela tient probablement à l'âge relativement récent des eaux profondes, la Méditerranée ayant été presque asséchée au miocène moyen, et aussi à ce que le seuil de Gibraltar (365 mètres de fond au maximum) empêche l'immigration de la faune abyssale océanique. C'est au pliocène que s'est écroulé le détroit de Gibraltar, ce qui a amené l'invasion de la Méditerranée par une faune atlantique ne renfermant plus les types sub-tropicaux des précédentes époques,

et très différente de la faune géographiquement voisine de la mer Rouge. Plus tard, au pleistocène, la Méditerranée a envahi la mer Égée, séparant ainsi la Grèce de l'Asie Mineure, et de là la mer Noire.

Le canal de Suez, ouvert depuis 1869, est très difficile à franchir pour la plupart des espèces, à cause de l'interposition des lacs Amers aux eaux sursalées (75 grammes de sels par litre, au lieu des 45 grammes de la mer Rouge) ; en trente ans, sur 114 espèces de Poissons tant de la mer Rouge que de la Méditerranée, 8 seulement ont passé dans un sens ou dans l'autre, et ils s'éloignent très peu des embouchures du canal. Une dizaine de Mollusques de la mer Rouge ont passé dans la Méditerranée, et trois seulement en sens inverse [1].

Faunes polaires ; la bipolarité. — Les faunes pélagique et littorale des deux régions polaires sont excessivement riches, au moins en individus, et le plankton est particulièrement abondant, d'où la présence de nombreux Cétacés qui s'en nourrissent ; il renferme peu de larves d'animaux benthiques ; en effet, les formes à développement direct et notamment à poches incubatrices (Actinies, Ophiures, Holothuries) deviennent de plus en plus nombreuses à mesure que l'on s'approche des pôles ; il y a jusqu'à 15 Holothuries incubatrices au pôle sud (une seulement au pôle nord), alors qu'il y en a très peu dans nos mers tempérées. Dans les eaux littorales ou sub-littorales des mers froides apparaissent des animaux qui, ailleurs, dans les régions plus chaudes, vivent à des profondeurs plus grandes (*Dorocidaris papillata, Echinus norvegicus*, Holothuries) ; aussi les a-t-on connus d'abord dans les régions septentrionales avant de les pêcher au sud ; la température est évidemment le facteur dominant qui règle leur habitat.

1. Tillier, Le canal de Suez et sa faune ichthyologique (*Mém. Soc. Zool. France*, 15, 1902, 279). — Tillier et Bavay, Les Mollusques testacés du canal de Suez (*Bull. Soc. Zool. France*, 30, 1905, 170). — Faurot, Observations au sujet des Mollusques testacés recueillis par MM. Tillier et Bavay dans le canal de Suez (*Bull. Soc. Zool.*, 31, 1906, 42).

Les faunes pélagique et littorale des deux régions polaires présentent une grande ressemblance générale qui est due d'abord à des espèces substitutives, comme les Phoques, les Pingouins du nord et les Manchots du sud, présentant une adaptation convergente à des milieux identiques, mais de plus, elles comptent un grand nombre d'espèces ou de genres qui se rencontrent seulement aux deux pôles, identiques ou à peine différents, alors qu'on n'en connaît pas de représentants dans les eaux intermédiaires : ces formes sont dites *bipolaires* (mot de Pfeffer, 1890). C'est le cas de divers Sipunculiens, Priapuliens, Annélides, du genre *Carinoma* parmi les Némertes, de *Psolus squamatus* parmi les Échinodermes (la forme *antarcticus* est presque identique à l'espèce arctique), des Halacarides, de deux Pycnogonides alliés et isolés des autres (*Colossendeis australis* au sud et *proboscidea* au nord), de divers Cirripèdes, Copépodes, Amphipodes (*Ampelisca macrocephala* et *Eschrichti*), Schizopodes, du Poisson *Myctophum* (*arcticum-parallelum*), etc. Pour expliquer cette particularité de distribution, on ne voit guère à invoquer qu'un cosmopolitisme ancien ou actuel des familles, genres ou espèces bipolaires, analogue à celui des groupes à aire discontinue, comme les Limules et les Péripates. Certaines formes bipolaires sont sans doute des reliquats d'espèces répandues autrefois sur tout le globe, alors que la température était plus uniforme ; lors du refroidissement polaire, qui date probablement de la fin du jurassique et a progressé durant le crétacé et le tertiaire, il s'est fait une séparation climatique des faunes ; les individus des régions intermédiaires, soumis à des variations thermiques dues aux courants chauds et froids, ont pu, dans la suite des temps, disparaître totalement ou bien présenter des mutations qui les ont éloignés de la souche, tandis que les individus des régions polaires, où la concurrence est moins forte et les conditions de vie identiques, ont pu se conserver tels quels, ou bien évoluer parallèlement. En effet, dans plusieurs genres qui comptent une espèce nettement bipolaire

(*Psolus*, *Crangon*), on trouve, échelonnées dans les régions intermédiaires, d'autres espèces plus ou moins différentes, qui descendent vraisemblablement de la souche commune, répartie autrefois sur tout le globe. D'autres espèces, en apparence bipolaires, sont réellement et actuellement cosmopolites (*Sagitta hamata*), mais aux pôles elles habitent les eaux superficielles, tandis que dans la région tropicale, elles sont bathypélagiques ou abyssales, les couches froides des profondeurs reliant pour ainsi dire les deux mers polaires.

Bibliographie complète de la bipolarité : Pelseneer, A propos de la bipolarité (*Bull. scient. France Belg.*, 43, 1909, 11).

L'EAU DOUCE

La faune de l'eau douce est formée pour une minime partie d'animaux terrestres réadaptés à la vie aquatique (nombreux Insectes, Argyronète, Hydrachnes, Tortues, Mammifères), de groupes en voie d'adaptation à la vie terrestre (Batraciens), et enfin, pour le plus grand nombre, d'animaux d'origine marine adaptés à l'eau douce. Ces derniers appartiennent surtout à divers groupes de Poissons (Cyprinidés, Siluridés, Cichlidés, etc.), de Crustacés, de Mollusques (Gastropodes et Lamellibranches), de Turbellariés, de Rotifères, de Bryozoaires (Ectoproctes Phylactolèmes), d'Oligochètes, d'Hirudinées, de Protozoaires ; d'autres groupes, surtout marins, ne comptent dans l'eau douce que des unités, tels les Spongiaires (*Spongilla*, etc.), les Cœlentérés (*Hydra*, *Cordylophora*, quelques Méduses), les Némertes (*Prostoma*), les Bryozoaires Entoproctes (*Urnatella*) et Ectoproctes Gymnolèmes (*Paludicella*, *Victorella*, etc.), les Annélides Polychètes (divers Néréidiens, Sabelliens, etc.), les Sélaciens (Raies et Requins), les Cétacés (*Platanista gangetica*, *Inia geoffroyensis*).

On peut remarquer qu'il y a des groupes marins qui ne comptent aucun représentant d'eau douce : Cténophores, Sipunculiens, Brachiopodes, Céphalopodes, Pycnogonides, Xiphosures, Échinodermes, Tuniciers, etc.

Comment s'est effectué le peuplement de l'eau douce? De tout temps, et encore aujourd'hui, la mer a cédé des espèces à l'eau douce, mais le maximum d'introduction a eu lieu à des époques très anciennes, alors que la faune marine était à peu près partout la même, d'où l'uniformité relative des genres fluviaux dans les diverses provinces zoologiques ; il est arrivé que certains groupes marins ont complètement disparu, tandis que leurs représentants d'eau douce, ayant moins de concurrents, persistaient comme dans une Réserve ; c'est tout à fait net pour les groupes archaïques des Crustacés Phyllopodes, des Poissons Crossoptérygiens (*Polypterus* des fleuves africains), des Ganoïdes (Esturgeons, Lépidostées et *Amia* d'Amérique et de Cuba, *Polyodon* de l'Amérique du Nord, *Psephurus* de Chine), des Dipnoï (Protoptères africains, *Neoceratodus* australien, *Lepidosiren* des affluents de l'Amazone), et bien d'autres encore.

Les espèces plus ou moins isolées qui ont encore de proches alliées dans la mer, sont dites à « facies marin » ou *thalassoïdes*[1] ; peut-être sont-elles d'origine plus récente que les précédentes. Elles ont un très grand intérêt, tant par la théorie qu'elles ont suscité et dont nous parlerons plus loin, que par les renseignements qu'elles nous donnent sur le processus et les effets de l'immigration.

LA PÉNÉTRATION DANS L'EAU DOUCE

Les immigrés dans l'eau douce proviennent de groupes marins dits *euryhalins*[2], c'est-à-dire qui peuvent supporter sans mourir de notables variations de salure; actuellement, les animaux littoraux qui vivent dans les limites du balancement des marées, dans de l'eau de mer susceptible d'être diluée par les pluies, sont forcément des euryhalins, aussi bien à

1. De θάλασσα, mer, et εἶδος, forme.

2. Mot de Möbius (1873), de εὐρύς, large, et ἅλς, sel ; opposé à sténohalin (de στενός, étroit).

l'état adulte qu'à l'état larvaire; au contraire, les espèces qui vivent en dessous de la limite des marées, dans de l'eau à salinité constante, peuvent être *sténohalines*. L'*eurythermie*, c'est-à-dire la faculté de supporter les variations de température, va généralement de pair avec l'euryhalinité, les eaux littorales étant naturellement plus chaudes ou plus froides suivant les saisons.

L'euryhalinité et l'eurythermie sont deux propriétés préalablement nécessaires à la pénétration dans l'eau douce; et comme par toute la terre, ce sont les mêmes groupes zoologiques qui sont euryhalins et eurythermes, c'est une des raisons qui donne une uniformité relative aux populations d'eau douce et d'eau saumâtre. On comprend alors que les Poissons du genre *Galaxias* se trouvent dans l'eau douce à l'extrême sud de l'Amérique du Sud, à la pointe de l'Afrique, en Australie et en Nouvelle-Zélande; il est probable que les *Galaxias*, dont certaines espèces sont marines, étaient autrefois répandus dans les mers australes, et se sont adaptés à la vie en eau douce d'une façon indépendante, dans les points éloignés où on les rencontre aujourd'hui. Il en a probablement été de même pour les Écrevisses, qui ont une répartition singulièrement discontinue : *Astacus* en Europe et aux États-Unis, à l'ouest des Montagnes rocheuses; *Cambarus* en Europe et aux États-Unis, à l'est des Montagnes rocheuses; *Cambaroides* dans l'est de l'Asie et au Japon; *Astacopsis* en Australie, *Engæus* en Tasmanie, *Paranephrops* en Nouvelle-Zélande et aux îles Fidji; *Parastacus* au Brésil, *Astacoides* à Madagascar; des ancêtres marins, aujourd'hui disparus, ont dû coloniser séparément ces différents pays.

La grande voie de pénétration est constituée par les larges estuaires; il y a là toutes les transitions possibles entre l'eau douce et l'eau salée, de telle sorte que des animaux marins, préalablement euryhalins, ont pu pénétrer dans les fleuves par une accoutumance graduelle; une fois en eau douce, ils ont présenté des variations qui en ont fait des formes génériques

ou spécifiques nouvelles, caractéristiques de l'eau douce, et d'autant plus caractéristiques que leurs alliés marins ont pu disparaître. Les mers peu salées de notre époque, comme la Baltique, la mer Noire, la mer du sud-est de l'Asie (entourant l'Indo-Chine, l'archipel indo-malais, le Bengale, etc.), qui renferment déjà une faune très euryhaline, ont dû jouer un rôle important comme point de départ d'immigrations : c'est ainsi qu'on trouve, provenant du pourtour de la mer Noire, des *Nereis* et Némertes dans le lac Paleostom et le Dniester, une Balane et un Bryozoaire (*Membranipora Lacroixi*) dans le delta du Danube; dans la région asiatique, il y a une foule d'espèces thalassoïdes, une Actinie fluviatile, la Méduse *Limnocodium* dans le Yan-tsé-Kiang, le Polyclade *Shelfordia*, trois Bryozoaires chilostomes (entre autres *Hislopia lacustris* à Calcutta), un Annélide Polychète (le Sabellide *Caobangia* des rivières du Tonkin), une *Arca* dans le Gange, de nombreux Crustacés Décapodes (Palémonides), deux Raies, un Requin (*Carcharias gangeticus*), divers Syngnathes, *Belone*, *Clupea*, etc.; en Afrique, l'Ogooué (Gabon) possède un Requin-Scie (*Pristis*) à 120 kilomètres de l'embouchure, un Alphéide (*Alpheopsis Haugi*) à 200 kilomètres, etc.

Il y a quelques formes dont l'acclimatation à l'eau douce ou du moins l'extension paraît relativement récente : l'Hydraire *Cordylophora lacustris*, des estuaires saumâtres, émigre dans les fleuves depuis le début du XIX[e] siècle, à ce qu'il semble; on l'a signalé à Dublin, en Belgique, à Paris, dans le bassin d'alimentation des docks de Bordeaux; *Dreissensia polymorpha*, originaire de la partie caspienne du bassin ponto-aralo-caspien du pliocène, c'est-à-dire habitant l'eau saumâtre, paraît être entré dans l'eau douce par le Volga au cours du XVIII[e] siècle; puis le Mollusque passa en Allemagne (Baltique en 1825), en Angleterre (docks, 1824)[1], en Hollande et Bel-

1. Comme *Dreissensia* ne supporte pas l'eau de mer, elle ne peut avoir gagné l'Angleterre attachée à des coques de navires : on peut supposer qu'elle a été transportée avec une cargaison de bois flotté. Ce qui est un

gique (1833), dans le département du Nord (1838), à Nancy dans le canal de la Marne au Rhin (1854), puis en une trentaine d'années il s'est répandu par les canaux jusque dans le midi de la France.

Enfin, il y a des formes dont l'acclimatation, malgré bien des siècles écoulés, n'est pas définitive, et qui alternent entre les eaux douces et salées. Les Poissons *anadromes* [1] comme *Petromyzon fluviatilis*, la plupart des espèces d'Esturgeon, les Aloses, les Saumons (*Oncorhynchus* d'Amérique, *Salmo salar*), la Truite dite de mer, vivent surtout dans la mer, au voisinage des côtes, et remontent les fleuves pour pondre en eau douce, tandis que *Petromyzon Planeri* et des variétés de Saumon et de Truite (Truite des lacs et Truite commune) restent toute leur vie dans les lacs ou les ruisseaux et y pondent. Au contraire, les Poissons *catadromes* [1] tels que l'*Anguilla vulgaris*, naissent en mer, remontent en eau douce encore très jeunes, y passent presque toute leur vie, et retournent à la mer pour pondre dans les grands fonds ; les Flets (*Pleuronectes flesus*) pondent et vivent en mer, mais font souvent des excursions étendues en eau douce (on en a capturé un exemplaire à Metz, dans la Moselle, en 1818).

Pelseneer. L'origine des animaux d'eau douce (*Bull. Acad. roy. Belgique, Sc.*, 1905, 699).

FORMES THALASSOÏDES DE L'EAU DOUCE

Parmi les formes thalassoïdes, il y en a quelques-unes, rares à la vérité, qui vivent à la fois en eau douce et dans la mer ; les autres sont des espèces isolées, plus ou moins localisées et vivent seulement en eau douce, mais dont les alliés immé-

peu troublant, c'est que ce Mollusque a existé autrefois en Angleterre, où on l'a trouvé sub-fossile dans des dépôts récents ; y a-t-il eu réellement une ré-introduction ? Il vivait aussi au XVIe siècle dans l'eau saumâtre du port d'Anvers.

1. Anadrome vient de ἀναδρόμος, qui remonte vivement en courant ; catadrome de κατά-δρόμος, qui court de haut en bas.

diats sont franchement marins; leur présence a quelque chose d'exceptionnel, et avait donné lieu autrefois à la théorie des faunes de reliquat. Comme les espèces thalassoïdes sont volontiers cantonnées dans les lacs, qui, plus que les fleuves, rappellent la mer par leurs conditions physiques, on avait pensé que certains lacs d'eau douce pouvaient être les restes d'anciennes mers, par exemple des golfes dont le goulet s'était obstrué, et que les espèces thalassoïdes qu'ils renfermaient étaient le résultat de l'acclimatation sur place de l'ancienne faune marine (*faune rélicte* ou résiduelle). Mais cette manière de voir n'a pu être maintenue; au point de vue géologique, le seul lac de reliquat paraît être la mer Caspienne, qui est le reste du bassin ponto-aralo-caspien du début du pliocène, et d'ailleurs il est pratiquement impossible de distinguer ces formes soi-disant adaptées sur place de celles qui sont parvenues dans les lacs ou les fleuves par migration (*faune intruse* ou de pénétration). Outre les propriétés nécessaires d'euryhalinité et d'eurythermie, la pénétration en sens inverse du courant a été déterminée sans doute par un rhéotropisme négatif particulièrement intense.

Voici quelques exemples de formes thalassoïdes : dans le lac de Genève (578 kilomètres de superficie), on a trouvé une Némerte (*Prostoma clepsinoides*), qui a été signalée un peu partout en Europe, ainsi qu'en Amérique et en Afrique, les Turbellariés *Plagiostoma Lemani* (aussi dans les lacs de Plön, au Peïpous, dans le Volga, au Danemark, aux environs de Paris) et *Otomesostoma auditivum* (aussi dans de nombreux lacs allemands, suisses et russes). Dans les grands lacs de Suède, vivent des Crustacés marins : *Mysis oculata*, variété *relicta* (à la fois dans les mers polaires, dans le Volga, dans des lacs de l'Europe septentrionale, dans les lacs Michigan et Supérieur), *Pontoporeia affinis* (mers arctiques, Baltique, lacs de l'Europe septentrionale, Michigan et Supérieur), *Idothea entomon* (Baltique, lac Ladoga, Caspienne).

Dans le lac Baïkal, vraie mer de 35.000 kilomètres carrés, la

faune est très curieuse, tant par le nombre des formes thalassoïdes et endémiques que par les relations des espèces avec celles disparues du tertiaire supérieur : il y a beaucoup d'Éponges, et entre autres une Monaxonide (*Lubomirskia*), un Bryozoaire Gymnolème (*Echinella*), un Annélide Polychète (le Sabellide *Dybowscella*), un Phoque (*Phoca sibirica*, variété de l'*hispida* des mers nordiques); ils sont accompagnés de très nombreux et très grands Gammarides, parmi lesquels les extraordinaires Échinogammarides, de grands Triclades endémiques (notamment *Dicotylus pulvinar*), de Mollusques fluviatiles à test très mince, parmi lesquels il y a un Prosobranche (?) nu, l'*Ancylodoris baicalensis*, et de 33 espèces de Poissons, dont la moitié est sibérienne (*Salvelinus*, *Coregonus*, *Cottus*), et l'autre endémique, donc différenciée sur place (*Abyssocottini*, *Cottocomephoridæ*, *Comephoridæ*).

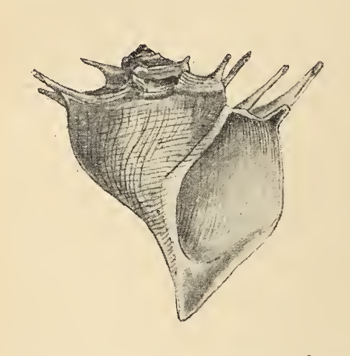


Fig. 85. — *Tiphobia Horei*, Mélanide (?) du lac Tanganyika ; la coquille, haute de 41 mm., est mince comme celle d'une Limnée (D'après Crosse, *Journ. Conchyol.*, 29, 1881).

Le lac Tanganyika présente un particulier intérêt, tant par ses grandes dimensions (39.000 kilomètres carrés) et sa profondeur considérable, que par l'aspect vraiment singulier d'une partie de sa population. On y trouve une Éponge (*Potamolepis*) qui vit aussi au Congo et dans le lac de Tibériade, une Méduse (*Limnocnida tanganyicæ*) qui a été retrouvée au lac Victoria-Nyanza, dans le Niger et le Nil; des Bryozoaires Gymnolèmes, *Arachnoidia Ray-Lankesteri* et *Victorella symbiotica* (ce dernier vivant dans une Éponge), deux Crevettes alliées à des formes d'eau douce (*Palæmon Moorei* et *Limnocaridina*), de nombreux Crabes spéciaux (*Limnotelphusa*, *Platytelphusa*), et 115 espèces de Poissons (surtout Cichlidés) dont 99 sont spéciales au Tanganyika. La population malacologique est

curieuse; ce sont des Prosobranches spéciaux (fig. 85) qui ont vraiment l'aspect de Gastropodes marins, mais qui, en réalité, sont alliés aux Paludines, Mélanies et Hydrobies d'eau douce; ils ont convergé vers des formes marines, sans doute parce qu'ils vivent dans des conditions analogues à celles de la mer, à une certaine profondeur, dans les endroits où les eaux sont le plus agitées.

Nous avons indiqué, dans un paragraphe précédent, quelques-unes des nombreuses formes thalassoïdes que l'on rencontre dans les fleuves, surtout non loin des estuaires.

Bibliographie complète concernant le lac Baïkal : Berg, Die Fauna des Baikalsees und ihr Ursprung (*Biolog. Zeit.*, Moskau, 1, 1910, 10). — Boulenger, Fourth Contribution to the ichthyology of Lake Tanganyika (*Trans. Zool. Soc. London*, 6e sér., 17, 1906, 537). — Gravier, Sur les Annélides Polychètes d'eau douce (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 8, 1902, 25) ; Sur les Néréidiens d'eau douce et leurs formes sexuées (*même recueil*, 11, 1905, 247) ; La Méduse du Tanganyika et du Victoria-Nyanza (*même recueil*, 13, 1907, 218). — Hallez, La question de la nomenclature des Némertes d'eau douce (*Bull. Soc. Zool. France*, 35, 1910, 62).

LES CARACTÉRISTIQUES DES ANIMAUX D'EAU DOUCE

La pénétration des animaux marins dans l'eau douce s'étant opérée surtout par les estuaires des grands fleuves, on comprend que les euryhalins à développement direct, c'est-à-dire sans forme larvaire pélagique, avaient des facilités particulières à peupler ce nouveau milieu, puisque leurs larves ne risquaient pas d'être emmenées au loin par les courants; aussi il est tout naturel de trouver dans l'eau douce un nombre considérable d'espèces à gros œufs, c'est-à-dire à développement condensé : par exemple les *Astacus* et *Cambarus*, pareils en cela aux Homards marins, portent leurs œufs volumineux jusqu'à l'éclosion, et il en sort de petites Écrevisses (fig. 86), aptes à mener aussitôt la vie benthique; il en est de même pour les Crabes d'eau douce (*Potamon*), dont les jeunes éclosent sous une forme très semblable à celle de l'adulte, alors

que les Crabes marins ont des métamorphoses compliquées. Par contre, le développement de la Caridine *Atyaëphyra Desmaresti* (qui a tout l'air d'être un immigrant récent) n'est nullement abrégé et rappelle tout à fait celui des Crevettes marines. Les Mollusques présentent des phénomènes analogues : les larves d'Unionides restent dans les branchies de la

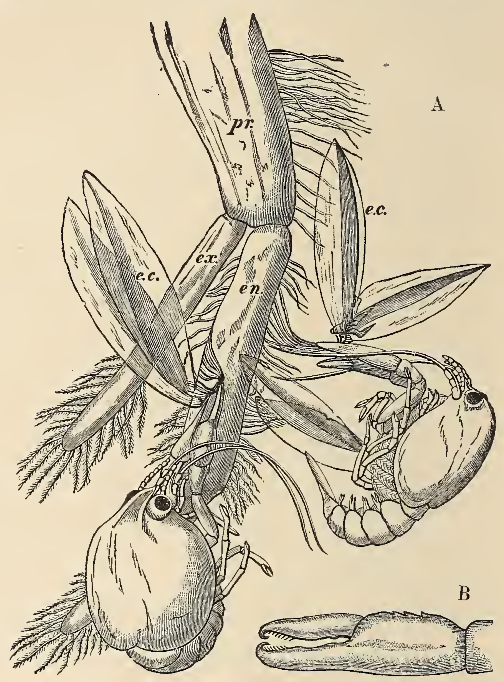


Fig. 86. — Deux Ecrevisses récemment écloses attachées à une patte abdominale *en* de la mère ; *ec*, coques rompues ; B, pince d'une Ecrevisse récemment éclose (d'après Huxley, *L'Ecrevisse*, 1880).

mère jusqu'à la phase *Glochidium*, et elles ne les quittent que pour se fixer en parasites sur les téguments de Poissons; le *Sphœrium* abrite ses larves dans les branchies jusqu'à leur complet développement, la Paludine est vivipare, etc. Mais *Dreissensia polymorpha*, immigrant récent, a une larve trochophore qui nage pendant quelques jours. D'autres fois, les œufs sont enfermés dans des cocons fixés à des corps étrangers (Sangsues, Planaires, Pulmonés, Gardon) ou confiés à un

animal sédentaire (la Bouvière *Rhodeus amarus* pond ses œufs dans les branchies des *Unio*), ou à demi-enterrés dans le gravier du fond (Salmonides), dispositifs parallèles qui parent à l'effet nuisible des courants.

Pour beaucoup de facies de l'eau douce, les saisons ont un tout autre effet que sur la mer : l'eau peut se refroidir à tel point que la vie active est impossible, ou bien elle gèle, ou encore disparaît par évaporation : d'où une série d'adaptations permettant à la faune de résister au gel ou à la sécheresse : les kystes des Infusoires, les gemmules des Éponges, les kystes ovigères des Némertes et des Planaires, les statoblastes des Bryozoaires Phylactolèmes et les *hibernacula* de *Paludicella*, les œufs durables des Hydres, des Rotifères, des Cladocères (fig. 48, B), sont des germes ayant la valeur de bourgeons ou d'œufs fécondés qui peuvent résister à la dessiccation et à la gelée, et seront le point de départ de nouveaux individus au retour des conditions favorables ; parfois des individus entiers s'enkystent (*Canthocamptus microstaphylinus*, Némerte *Prostoma*).

En hiver, dans nos régions tempérées, la vie paraît se raréfier dans l'eau douce ; il ne reste d'actif qu'un peu de plankton (Copépodes) et quelques Poissons ; le reste de la faune a ou bien disparu, ne laissant que les germes résistants dont il vient d'être question, ou s'est enfoncé dans la vase comme les Mollusques, les Grenouilles et Crapauds. Dans les régions chaudes du globe, c'est la saison sèche qui produit cette suspension de la vie : c'est alors que le Protoptère de la Gambie et du Sénégal s'enfonce dans la vase, entouré d'une sorte de cocon qui l'enferme hermétiquement, et reste en vie latente près de neuf mois, jusqu'à ce que les marais se remplissent d'eau à la saison des pluies.

L'existence de ces formes de résistance, si caractéristiques des animaux d'eau douce, nous donne la clé du peuplement facile de ce milieu : une motte de vase, prise dans un marais desséché même depuis longtemps, renferme une quantité de

germes qui éclosent lorsqu'on la met en culture dans un aquarium ; c'est ainsi que des Branchiopodes ont été obtenus avec de la boue desséchée depuis dix ans, qu'un *Diaptomus* est sorti à Christiania d'un peu de vase sèche récoltée en Australie, et que les statoblastes d'une *Pectinatella* des États-Unis ont éclos à Hambourg.

Les Oiseaux et le vent peuvent transporter les germes à des distances considérables, et peupler les lacs de montagnes et les lacs de ruissellement des îles océaniques (Açores), d'une faune qui comprend les Turbellariés à capsules ovigères, les Bryozoaires à statoblastes, les Hirudinées et les Oligochètes à cocons, les Protozoaires et les Nématoïdes à kystes, l'Hydre, les Cladocères et les Rotifères à œufs durables, les Cypris, les Copépodes, etc., auxquels viennent s'ajouter les Insectes aquatiques emportés par le vent (*Corisa*, Hydrophile) qui transportent avec eux des pupes d'Hydrachnes fixées sur leurs téguments. Ainsi s'explique l'uniformité de la faune et de la flore des différents lacs, des Açores à la Scandinavie.

La préadaptation à la vie dans l'eau douce. — Pour que des animaux marins puissent pénétrer dans les fleuves et en devenir des habitants permanents, il faut, comme nous l'avons vu, qu'ils présentent certaines propriétés, comme l'euryhalinité, l'absence de larve pélagique, la résistance aux changements saisonniers, etc., qui ont dû se développer chez des animaux marins antérieurement à leur entrée en eau douce, en constituant pour eux des *préadaptations* au nouveau milieu. Encore aujourd'hui, on retrouve ces caractéristiques de la faune d'eau douce isolées çà et là dans la faune marine.

Les gros œufs à développement direct, comme ceux de l'Écrevisse et des *Potamon*, existent chez quelques Crustacés marins, le Homard, plusieurs espèces d'Alphéides et de Thalassinides (il y a justement un Alphéide, *Alpheopsis Haugi*, qui a été trouvé au Gabon, dans l'Ogooué, à 200 kilomètres de l'embouchure). Les Némertes marines du genre

Prostoma ont aussi un développement condensé, et précisément l'unique Némerte d'eau douce appartient à ce genre. D'autres animaux, parallèles à la Paludine d'eau douce, sont vivipares, comme les Gastropodes *Littorina rudis* et *neritoides*, qui habitent la zone littorale sub-terrestre à peine mouillée par l'embrun, tandis que *Littorina littorea,* d'eau plus profonde, pond des œufs d'où sortent des larves trochophores. Les gemmules de certaines Éponges d'eau douce, bourgeons très protégés par une carapace, qui constituent une précieuse et nécessaire adaptation à la dissémination par les Oiseaux, à la dessiccation, à la gelée, se sont développées assurément chez des Éponges marines (*Chalina, Suberites*, etc.).

Quant à l'euryhalinité indispensable à la pénétration, elle se rencontre dans certains groupes marins comme une propriété qui leur est inhérente, de sorte qu'ils sont prédestinés à fournir un contingent à la faune d'eau douce; c'est le cas des Syngnathes et des Athérines parmi les Poissons, des Palémons parmi les Crustacés, des Néritines et des Littorines parmi les Mollusques, des Néréides parmi les Annélides, des *Prostoma* parmi les Némertes: *Syngnathus acus* de la Méditerranée vit aussi dans l'eau saumâtre de la mer Noire et de l'étang de Berre, et il n'y a rien de surprenant à ce qu'il y ait un *Syngnathus algeriensis* dans les eaux douces d'Algérie; les Athérines ne redoutent pas la dessalure, et l'une d'elles, *l'Atherina Rissoi,* vit dans la Méditerranée jusqu'à la mer Noire, dans l'eau saumâtre du pourtour méditerranéen et de la mer Caspienne ; elle a peuplé les lacs-cratères d'eau douce d'Italie, de Sardaigne, de Sicile, et enfin elle a passé dans le canal du Midi (place vide ouverte en 1681). *Nerita*, genre marin littoral, renferme des espèces qui vivent dans les eaux saumâtres, et l'une d'elles (*N. lineata*) remonte très haut dans les fleuves; *Neritina fluviatilis* est d'eau douce en Europe, et le genre allié *Septaria* dans la région indo-pacifique.

Nous avons vu que *Nereis diversicolor* vit dans la Baltique, les ruisseaux saumâtres et les estuaires, aussi bien que dans les eaux sursalées des marais salants ; des formes voisines, *Lycastis ouanaryensis* de Guyane, *L. quadraticeps* du Chili, ont été rencontrées en mer, dans l'eau saumâtre, et enfin dans l'eau douce non loin de la mer ; cette dernière espèce deviendra facilement un habitant définitif des rivières, car elle est hermaphrodite avec des œufs énormes, donc à développement sans larve pélagique. *Nereis limnicola* habite le lac Merced, qui alimente d'eau douce la ville de San Francisco.

Il semble donc que les adaptations nécessaires à la pénétration ne se sont pas développées, dans les régions graduellement dessalées des estuaires, seulement par des phénomènes lents de sélection et d'acclimatation. Parmi les innombrables formes marines en voie d'extension, seules sont entrées dans l'eau douce, dans les temps passés comme de nos jours, celles qui réunissaient par hasard les préadaptations indispensables ; c'est l'eau des estuaires qui a effectué la sélection en arrêtant comme un filtre les espèces non aptes à la pénétration.

LES FACIES DE L'EAU DOUCE

Les divers facies de l'eau douce diffèrent les uns des autres par la quantité de l'eau et son mouvement : d'un côté, les fleuves et les torrents avec tous leurs diminutifs ; de l'autre, les lacs, étangs, marais, mares, sillons de champs, chaque facies ayant sa faunule particulière. Les eaux très calcaires déposant du tuf, les marais de tourbières riches en acide humique, les mares stagnantes à lentilles d'eau dont le fond est recouvert d'une vase noire et spongieuse exhalant de l'hydrogène sulfuré, les eaux renfermant des déchets industriels (sucreries, brasseries, distilleries), constituent encore des milieux spéciaux, caractérisés par certaines associations fauniques. Nous nous bornerons à étudier en détail le facies lacustre.

Le lac Léman, si bien étudié par Forel, nous donnera un bon exemple des horizons superposés entre lesquels se partage la faune d'un lac. On peut distinguer trois zones (fig. 87):

1° *Région littorale*, depuis la grève jusqu'à une profondeur de 15 à 25 mètres ; le fond est de sable, de vase ou de galets, ou bien recouvert de Roseaux, d'une flore de *Potamogeton* et de Myriophylles ; l'eau y est agitée et à température variable. La faune littorale, eurytherme, comprend surtout des animaux fixés (Éponges, Bryozoaires), ou capables d'adhérer (larves d'Insectes, Mollusques comme *Neritina fluviatilis*), ou encore cachés sous les pierres et dans la boue (Annélides, Crustacés, etc.).

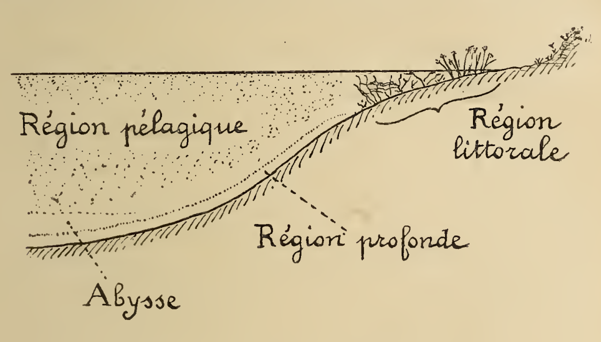


Fig. 87. — Coupe schématique d'un lac.

2° *Région profonde* : c'est, au delà de la zone littorale, le sol même du lac et la couche d'eau, épaisse de 1 ou 2 mètres, qui repose sur le fond; elle présente parfois des abysses comparables à ceux de la mer (jusqu'à 1.600 mètres dans le lac Baïkal). Le fond est recouvert d'un sédiment impalpable; l'eau est dans un repos absolu et à une température à peu près constante qui varie suivant la situation géographique du lac: dans un lac tropical (Nyassa), l'eau a 22° environ à 200 mètres de profondeur ; dans un lac alpin comme le Léman, la température est beaucoup plus basse, 5° environ.

3° *Région pélagique* : c'est la masse principale du lac, en avant de la zone littorale, depuis la surface jusqu'à la couche

d'eau profonde. Les eaux lacustres, en raison des matières en suspension amenées par les affluents ou les pluies, sont beaucoup moins transparentes que l'eau de mer au large ; aussi la limite pratique de la pénétration des rayons solaires permettant la vie des végétaux, ne doit pas dépasser 100 mètres dans les lacs les plus transparents. La faune pélagique profonde et le benthos ne peuvent donc se nourrir que de cadavres (surtout Crustacés) qui tombent de la surface.

Plankton. — Le plankton comprend surtout des Protozoaires (Flagellés, Ciliés), des Rotifères (type *Asplanchna*), des Copépodes (*Cyclops*, *Diaptomus*), des Cladocères (*Leptodora*, *Bythotrephes*, *Bosmina, Daphnia*), la larve du Diptère *Corethra plumicornis*, des Poissons comme les Corégones, l'Omble-chevalier (*Salvelinus alpinus*), la forme lacustre de la Truite, et enfin des gemmules de Spongilles, des statoblastes de Bryozoaires, munis souvent de poils d'accrochage, et des œufs de *Lota vulgaris*.

L'adaptation pélagique est aussi parfaite que chez les animaux marins : réduction des viscères et gonflement du corps, souvent muni de soies et d'épines jouant un rôle sustentateur (Daphnies, Rotifères), ou de flotteurs (gouttes d'huile des Copépodes) ; suppression du pied chez les Rotifères; transparence excessive sur laquelle tranchent les yeux volumineux et parfois aussi de vives couleurs, comme le rouge et le bleu vif des *Diaptomus* des lacs de montagnes ; comme beaucoup de Poissons pélagiques marins, le Corégone féra et l'Omble ont le dos bleu verdâtre et le ventre blanc d'argent.

Le plankton lacustre présente des variations saisonnières ; c'est en janvier et en février qu'il est le moins abondant (quelques Copépodes, rares Cladocères et Rotifères), par suite de la disparition des animaux qui forment des œufs d'hiver ou des kystes; au printemps, quand l'eau s'échauffe, la vie redevient active et le plankton augmente jusqu'à son maximum d'été. Comme en mer, la faune pélagique présente une oscil-

lation journalière ; la plupart des espèces, négativement phototropiques, viennent par les nuits calmes et sans lune nager près de la surface, puis redescendent pendant le jour entre 20 et 40 mètres, parfois plus profondément encore, jusqu'à 100 mètres.

Faune profonde. — Dans le Léman, la faune profonde comprend des Rhizopodes, des Planaires, des Nématodes libres et quelques Mollusques plutôt rabougris de taille. En été, la Lote descend au fond, tandis qu'en automne et en hiver, elle remonte sur les flancs du lac pour chasser les poissons blancs ; quelques Poissons, l'Omble, la Féra et la Lote, fraient dans les grandes profondeurs (100 mètres) ; dans le lac Baïkal, il y a jusqu'à 1.600 mètres de fond des Poissons (*Cottocomephorus Grewingki*) dont les jeunes habitent la surface.

Dans les grands fonds, vivent et se reproduisent des animaux à respiration aérienne, qui ne peuvent plus prendre l'air en nature : par 50 mètres, une variété de *Limnea stagnalis* (*profunda* de Clessin), et de 30 à 260 mètres, une variété de *Limnea auricularia* (*abyssicola* de Brot), ont le sac pulmonaire rempli d'eau ; du reste, Forel a trouvé dans le Léman, par 3 à 6 mètres de profondeur seulement, des *Limnea auricularia* vivant dans une région dépourvue de plantes assez grandes pour leur permettre de gagner la surface et qui avaient aussi leur poumon rempli d'eau. Il est curieux de remarquer que lorsque ces Limnées d'eau profonde sont ramenées à la surface, elles prennent immédiatement leur mode normal de respiration et remplissent d'air leur poumon. Les larves de Chironomides des régions profondes ont de même leur appareil trachéen plein d'eau.

Contrairement à ce qui arrive en mer, les espèces profondes et abyssales des lacs ne présentent pas d'hypertrophie optique, mais seulement de l'atrophie (ce qui est peut-être en rapport avec l'absence totale de phosphorescence dans les abysses des lacs). Les Poissons ne sont pas touchés : ainsi,

dans le lac Baïkal, le *Comephorus baicalensis* des abysses, incolore, semi-transparent et à squelette mince, a des yeux assez grands; mais il y a des Gammarides bathypélagiques (600 mètres de profondeur) qui sont parfaitement aveugles ou à yeux rudimentaires et inégaux. Dans le lac irlandais Lough Mask, par des profondeurs de 40 à 45 mètres, vit le Gammaride *Bathyonyx Vismesi*, dont les yeux sont manifestement en voie de régression (inégaux, mal pigmentés, peu d'ommatidies). Chez les Turbellariés des grands fonds du Léman et d'autres lacs, le pigment oculaire manque souvent ou vire du noir au rouge. Enfin, on trouve dans les profondeurs des Crustacés aveugles et incolores qui viennent probablement des eaux souterraines : c'est dans le Léman l'*Asellus Foreli* (dérivé de l'*A. cavaticus*) à partir de 100 mètres, et le *Niphargus Foreli*.

Bibliographie complète du plankton : Steuer, *Planktonkunde*, Leipzig, 1910.

Généralités : Pruvot, *Ann. Biol.*, 3, 1897. — Simroth, *Die Entstehung der Landtiere*, Leipzig, 1891.

Facies : Forel (F.A.), *Le Léman*, 3 vol., Lausanne, 1892-1904. — Korotneff (de), Résultats d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1902 (*Arch. Zool exp.*, 4e sér., 2, 1904, 1). — Sekera, Zur Biologie einiger Wiesentümpel (*Arch. Hydrob.-Planktonk.*, 2, 1907, 347). — Steinmann (P.), Die Tierwelt der Gebirgsbäche (*Ann. Biol. lac.*, 2, 1907, 30). — Zschokke, Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees (*Arch. Hydrob.-Planktonk.*, 2, 1906, 1).

Recueils spéciaux : Annales de Biologie lacustre depuis 1906; Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde depuis 1905; International Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie depuis 1908.

LES EAUX SAUMATRES ET SURSALÉES D'ORIGINE MARINE

L'eau saumâtre est un mélange, en proportions variables et souvent très changeantes, d'eau de mer et d'eau douce; l'eau sursalée, une solution saline plus concentrée que l'eau de mer.

La faune des eaux saumâtres, estuaires, étangs, ou véritables mers comme la Caspienne et la Baltique, est pauvre en espèces, mais riche en individus; c'est un mélange singulier d'espèces d'eau douce capables de supporter une certaine dose de sel, d'espèces marines plus ou moins rabougries, capables de supporter une certaine dessalure, et de quelques formes spéciales qui trouvent dans l'eau saumâtre leur optimum vital. La faune de l'eau sursalée est encore plus pauvre et dérive de la précédente.

Comme les eaux saumâtres présentent habituellement des changements considérables de concentration qui les font osciller entre l'eau douce et la sursalure, à la suite des pluies, de l'apport des rivières, de l'évaporation, leurs habitants présentent une euryhalinité plus ou moins étendue suivant les espèces, qui règle leur place et leur succession dans la masse d'eau : les Poissons d'eau douce (Carpe, Brême, Perche, *Leuciscus*, *Scardinius*) ont leur limite dans de l'eau renfermant 9 grammes de sels par litre (marquant 1° à l'aréomètre Baumé); l'Anguille, l'Alose, le *Syngnathus acus*, le *Carcinus mœnas*, le *Crangon vulgaris* peuvent vivre depuis l'eau douce jusque dans l'eau très salée renfermant 47 à 57 grammes de sels par litre (5 à 6° Baumé); les Muges (*Mugil cephalus* et *capito*), très résistants, supportent l'eau douce aussi bien que l'eau sursalée renfermant 130 grammes de sels par litre (13° Baumé); enfin l'*Artemia salina* et sa forme *Milhauseni* se rencontrent depuis l'eau peu salée (18 gr. par litre, soit 2° B.) jusque dans l'eau saturée des marais salants (276 gr. par litre, soit 25° B.).

Cette euryhalinité des animaux saumâtres tient à une résistance particulière à l'osmose, si bien qu'on peut les faire passer subitement, sans qu'ils en souffrent, de l'eau de mer dans de l'eau douce, et vice versâ; c'est pour cela que les espèces marines qui peuvent vivre dans l'eau saumâtre ont toutes chances de résister également à l'eau sursalée, comme divers Poissons, comme l'Amphipode *Corophium longicorne*

(Baltique, Caspienne), et l'Annélide *Nereis diversicolor* que l'on trouve aussi bien dans des ruisseaux à peine saumâtres que dans les eaux de marais salants renfermant jusqu'à 170 grammes de sels par litre (17° B.). Ce qui empêche la plupart des animaux euryhalins de devenir des membres permanents de la faune d'eau douce, c'est peut-être une sensibilité différentielle qui leur fait préférer, quand il leur est possible de choisir, une certaine salinité, et aussi l'obligation de reproduire en mer, comme il arrive pour *Nereis diversicolor*, *Carcinus mœnas* et les Muges.

LES MERS SAUMATRES

La Baltique. — La Baltique a une histoire assez compliquée : au pleistocène, lors du retrait des glaces qui couvraient la région scandinave, le bassin de la Baltique fut envahi par une mer glaciaire qui communiquait aussi avec la mer du Nord au niveau de Stockholm ; les espèces caractéristiques de sa faune étaient les Mollusques *Cyprina islandica* et *Yoldia arctica.* Après l'invasion de cette mer à *Yoldia,* un soulèvement isola la Baltique ; elle se dessala graduellement en se déversant par des fleuves dans la mer du Nord, et devint un lac d'eau douce avec *Ancylus fluviatilis* et *Limnea ovata.* Le lac à Ancyles redevint salé à la suite d'une nouvelle invasion de la mer par les détroits : c'est la phase de la mer à Littorines. Il est possible que de petits Crustacés, comme *Mysis oculata-relicta*, *Pontoporeia affinis,* etc., qui se trouvent actuellement dans les lacs péribaltiques suédois, russes et allemands, soient des reliques de la mer à *Yoldia*, acclimatés à l'eau saumâtre et douce du lac à Ancyles, et qui ont fui dans les lacs lors de l'invasion de la mer à Littorines. Depuis cette époque, un seuil sous-marin s'est soulevé au niveau de Själland, Moen et Falster jusqu'à la côte poméranienne, ce qui empêche le courant inférieur riche en sels, venant de la mer du Nord, de pénétrer dans la région orientale. Aussi la salure diminue-

t-elle de l'ouest à l'est, ce qui détermine une diminution progressive du nombre des espèces, du Cattégat au golfe de Bothnie (disparition des Éponges marines, Actinies, Pycnogonides et Ascidies), un rabougrissement des Poissons marins et des Mollusques (*Cardium*, Mye, Littorine) dans les ports à eau presque douce, et des changements dans les associations fauniques. Du reste, les groupes franchement marins comme ceux des Brachiopodes, Céphalopodes et Crinoïdes manquent totalement dans la Baltique, même dans ses parties les plus salées.

La partie ouest de la Baltique, à l'exclusion du Sund et du Belt, possède 96 espèces de Poissons, les uns nettement marins, les autres d'eau douce (Carpe, Tanche, *Cobitis*, Brochet, etc.), ces derniers localisés dans les régions les moins salées, la Perche seule allant jusqu'au Sund, dont l'eau renferme 12 grammes de sels par litre ; la partie sud-est, beaucoup plus dessalée, n'a que 60 espèces de Poissons, et la partie nord-est, 54, les formes d'eau douce augmentant de nombre au détriment des marines. Voici quelques exemples de faunules baltiques : dans le golfe de Danzig, on trouve *Mysis vulgaris*, *Cardium edule, Mytilus*, *Hydrobia ulvæ*, avec des types saumâtres comme *Nereis diversicolor*, *Cordylophora lacustris* et *Neritina fluviatilis* ; dans le Frisches Haff, qui n'est séparé du golfe de Danzig que par une langue de terre, et où débouche la Vistule, c'est une faune et une flore d'eau douce (Unios, Anodontes, *Dreissensia*, Limnées, etc.). Enfin, dans les eaux à peine salées de Greifswald-Bodden (6 gr. de sels par litre), on trouve le *Balanus improvisus*, *Cardium edule*, *Mya arenaria* et *Asellus aquaticus*.

Mer Noire. — La mer Noire, partie du bassin ponto-aralocaspien du mio-pliocène, était autrefois un immense lac saumâtre avec *Dreissensia*, *Micromelania*, etc. ; au pleistocène, cette faune saumâtre a été en partie détruite par une invasion d'eau salée méditerranéenne pénétrant par la mer Égée. A

partir de 180 mètres de profondeur, les eaux ne renferment plus assez d'oxygène pour entretenir la vie organique, et par contre l'hydrogène sulfuré augmente jusqu'au fond, où se trouvent des Bactéries qui en fabriquent aux dépens des matières organiques. Dans le centre du bassin (salure de 17 gr. par litre), la faune est surtout méditerranéenne, mais dans le golfe d'Odessa, aux environs des estuaires, et surtout dans la mer d'Azov, aux eaux à peu près douces, presque toutes les espèces appartiennent à la faune caspienne.

La mer Caspienne. — La Caspienne, reliquat du bassin saumâtre ponto-aralo-caspien, a été séparée de la mer Noire longtemps avant que celle-ci ne fût en communication avec la Méditerranée ; depuis, son volume a constamment diminué, l'apport d'eau douce par les fleuves ne compensant pas l'évaporation. Sa salure est très variable : l'eau est douce en face des deltas (Volga, Terek, Oural, etc.), elle est sursalée dans les baies orientales, le fjörd de Karasou et le golfe d'Adschidarja ou Karabuga, sorte de petite mer balayée par le vent sec et chaud des steppes turkmènes et ne communiquant avec la Caspienne que par un étroit chenal peu profond ; ce golfe, dont la plage est couverte de sel, renferme beaucoup d'Artémies ; tous les poissons caspiques qui y pénètrent meurent aussitôt.

Il n'y a dans la Caspienne aucune espèce des groupes franchement marins, Échinodermes, Céphalopodes, Amphineures, Pantopodes, Tuniciers, Sélaciens, etc. ; il y a une Éponge (*Hypania*), un seul Cnidaire (*Cordylophora*), un seul Polychète (*Amphicteis*), mais on y trouve, outre *Dreissensia*, des Mollusques qui sont fossiles en Europe dans les couches à Congéries, sédiments du bassin ponto-aralo-caspien (Micromélanies et *Caspia* dérivés de Rissoidés marins, et *Limnocardium*), l'*Orchestia littorea*, l'*Idotea entomon*, de nombreux *Bythotrephes*, Gammarides, Schizopodes et Cumacés, des larves de *Chironomus*, des Oligochètes, un Phoque (*Phoca hispida*, var. *cas-*

pica) et énormément de Poissons, *Atherina, Cyprinus, Lucioperca, Syngnathus, Accipenser*, et surtout des *Clupea* (Hareng et Alose) parallèles, sinon identiques, à ceux de la mer Noire, dont les uns vont pondre en eau douce et les autres en mer. Il n'y a plus de vie en dessous de 400 mètres (la profondeur maxima est de 900 mètres), en raison du manque d'oxygène, faute de circulation verticale.

La mer d'Aral, qui a peut être la même origine que la Caspienne, renferme principalement *Neritina fluviatilis, Hydrobia ulvæ, Dreissensia polymorpha*, le Lamellibranche *Limnocardium* et surtout de grandes masses de *Cardium edule*, ainsi que le Phoque caspique, mais ses Poissons et Crustacés viennent des fleuves qui s'y jettent.

ÉTANGS SAUMATRES, ESTUAIRES, MARAIS SALANTS

En bordure de la mer, il y a fréquemment des étangs en communication plus ou moins large avec la mer, et où, du côté opposé, aboutissent des ruisseaux ; la salure est très variable suivant les saisons, et la faune euryhaline, guidée par la sensibilité différentielle, change de place suivant les modifications du milieu ; toutes proportions gardées, le mélange des formes est analogue à celui des mers saumâtres.

Dans l'étang de Berre, l'un des plus vastes de la série des étangs provençaux-languedociens, on trouve notamment des Poissons d'eau douce, Carpe, Brème, Perche, Anguille, etc., accompagnés des *Limnea peregra* et *ovata*, et de *Paludestrina* (sorte de Paludine des eaux saumâtres), puis des Poissons marins, *Solea vulgaris*, *Pleuronectes italicus*, Aloses, *Mugil*, *Atherina, Gobius*, *Syngnathus acus*; des Crustacés, *Carcinus mænas*, *Crangon vulgaris*, *Leander*, et le *Palæmonetes varians*, Crevette caractéristique des eaux à salure variable (fig. 106), la Leptoméduse *Laodice cruciata*, qui vit dans des eaux chaudes et presque stagnantes, et qui est une réduction de la forme méditerranéenne.

Je citerai encore, dans la série des étangs, le lac Mœris (Égypte), qui autrefois communiquait avec la mer, et dont l'eau renferme 13 grammes de sels par litre dans la partie la plus salée; il renferme des espèces d'eau douce venant du Nil et quelques reliquats marins : les Hydraires *Cordylophora* et *Mœrisia*, et un Bryozoaire cténostome voisin des *Victorella*.

Dans les estuaires, il n'y a pas un mélange aussi homogène qu'on pourrait le croire entre l'eau de mer poussée par le courant de marée, et l'eau douce qui descend ; celle-ci, moins dense, tend à occuper la surface, de sorte que la faune marine pénètre plus loin au fond du lit du fleuve que sur ses bords ; mais la salure est excessivement variable pour un même point suivant la marée et les crues. En partant de la mer, on trouve dans les estuaires des espèces marines très euryhalines, qui diminuent de nombre à mesure que l'on remonte; puis quelques espèces thalassoïdes, comme le *Palæmonetes varians* (fig. 106), le *Palæmon Edwardsi* (Seine, Loire, Charente, Gironde), qui persistent jusqu'au contact de la faune franchement d'eau douce, d'abord pauvre, qui acquiert progressivement sa composition normale. Par exemple, dans une embouchure de petite rivière (la Leyre, à Arcachon), dont l'eau est douce au goût et devient à peine saumâtre aux grandes marées, j'ai trouvé dans un petit secteur les formes suivantes : *Mugil cephalus, Labrax lupus, Pleuronectes flesus, Gobius minutus,* tous Poissons marins très euryhalins, avec *Gasterosteus aculeatus-leiurus* (fig. 60, B), Poisson d'eau douce euryhalin ; un petit Crustacé marin, *Sphæroma rugicauda* ; puis à la surface de l'eau, c'est-à-dire évitant les veines salées, des larves de Notonecte et d'Agrion, l'Ablette et la Grenouille verte; enfin, uniformément distribué, le *Palæmonetes varians*.

Dans les marais salants en fonctionnement estival, qui ont comme point de départ l'eau de mer ordinaire et comme terminaison l'eau saturée qui laisse déposer des cristaux, la faune va en diminuant d'un bout à l'autre, comme on peut

s'y attendre : elle se forme par une sélection progressive des espèces les plus résistantes au sel et à la chaleur, et comprend un fond de formes marines, empruntées à la faune euryhaline du littoral ou aux eaux saumâtres voisines ; il s'y ajoute des espèces d'eau douce, également très résistantes, des larves d'Insectes par exemple.

Au début, dans la *vasière*, l'eau déjà très salée contient encore beaucoup d'animaux ; dans les *gobiers* qui suivent (7 à 8° B.), il y a peu de Crabes, mais *Nereis diversicolor*, *Corophium longicorne* (qui ont leur optimum dans l'eau saumâtre), le Turbellarié d'eau douce *Macrostoma hystrix*, et quelques autres espèces ; dans les *phares* (17 à 18° B.), persistent encore *Nereis diversicolor* et *Macrostoma hystrix*, mais l'un et l'autre paraissant malades et parasités ; enfin, dans les derniers compartiments ou *adernes* (18 à 20° B.), on ne trouve plus que des animaux vraiment d'eau sursalée, l'*Artemia salina* et le Flagellé *Chlamydomonas Dunali* (ce dernier va jusqu'à 29° B.).

La Baltique : Kojevnikov, La faune de la mer Baltique orientale et les problèmes des explorations prochaines de cette faune (2e *Congr. Int. Zool. Moscou*, 1892, 132). — Brandt, Das Vordringen mariner Thiere in den Kaiser Wilhelm-Canal (*Zool. Jahrb. Syst.*, 9, 1897, 387). — Reh, Zur Fauna der Hohwachter Bucht (*Zool Jahrb. Syst.*, 8, 1895, 237).

Mer Noire : Gœbel (*Bull. Acad. Sc. Saint-Pétersbourg*, 5, 1863). — Zernov, Grundzüge der Verbreitung der Tierwelt des Schwarzen Meeres bei Sebastopol (*Int. Revue ges. Hydrob. u. Hydrogr.*, 2, 1909).

Caspienne : Borodine, Les Clupéidées de la mer Caspienne (6e *Congr. Int. Zool. Berne*, 1904, 264). — Kessler, *Russische Revue*, 1875, 4e livr. ; *Ausland*, 1877, n° 2. — Knipowitsch, résumé d'un travail russe sur les résultats de l'expédition caspique de 1904 (*Zool. Zentr.*, 15, 1908, 418).

Mer d'Aral : Bateson, On some variations of Cardium edule apparently correlated to the conditions of life (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 180 B, 1889, 297). — Meissner, Das Plankton des Aralsees und der einmündenden Flüsse, etc. (*Biol. Centr.*, 27, 1907, 587).

Étangs et marais salants : Gourret, Les étangs saumâtres du midi de la France et leurs pêcheries (*Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, 5, 1897, 1). — Lac Mœris : Boulenger, On Mœrisia lyonsi, a new

Hydromedusan from Lake Qurun (*Quart. Journ. micr. Sc.*, 52, 1908, 357). — Crique saumâtre en Belgique : Loppens, Contribution à l'étude du micro-plankton des eaux saumâtres de la Belgique (*Ann. Biol. lacustre*, 3, 1908). — Eaux saumâtres près de la Loire et marais salants : Ferronnière, Études biologiques sur la faune supra-lit- torale de la Loire-Inférieure (*Bull. Soc. Sc. nat. Ouest*, 1, 1901, thèse de Paris).

LES EAUX SAUMATRES ET SURSALÉES CONTINENTALES

Les eaux salées continentales sont formées par des sources naturelles ayant traversé des dépôts salifères, ou par des déchets de salines ; elles n'ont aucune communication avec la mer et sont au contraire en relation avec les ruisseaux d'eau douce avoisinants (chotts d'Algérie, mares salées de Hongrie, de Roumanie, de Lorraine, salines de Kissingen et de Kreuznach, etc.) ; la concentration saline est très variable d'une station à une autre, et dans une même station suivant la saison ; l'eau à peine saumâtre en hiver peut devenir sursalée au fort de l'été.

Ce milieu est habité par une petite faune très euryhaline, peu nombreuse en espèces, et de moins en moins riche à mesure que la salure augmente ; elle est peu différente suivant les pays, ce qui se comprend, puisque les formes euryhalines sont partout les mêmes. Cette faunule comprend :

1° Une quarantaine d'espèces de Protozoaires, dont le plus grand nombre sont des espèces d'eau douce ; quelques-unes n'ont été trouvées que dans les mares salées continentales, et d'autres ne sont connues jusqu'ici que dans la mer. Nous citerons en particulier le Flagellé *Chlamydomonas Dunali* (Algérie, Roumanie), qui est si commun dans les marais salants.

2° Le Turbellarié *Macrostoma hystrix*, qui vit indifféremment dans les eaux saumâtres et l'eau douce.

3° Quelques Rotifères d'eau douce, des Oligochètes du genre *Lumbricillus* (salines de Kreuznach et de Kissingen).

4° Des larves de Diptères variés, surtout le *Stratiomys chamæleo*, et divers Coléoptères, vivant soit dans l'eau même, soit sur le bord des mares salées (les Hydrophilides *Philhydrus bicolor* et *Ochthebius marinus*, le Carabique *Pogonus luridipennis*, l'Anthicide *Anthicus humilis*, et le Staphylinide *Trogophlœus halophilus*) ; presque tous ces Coléoptères sont spéciaux aux bords de la mer et aux eaux salées continentales.

5° Des Crustacés intéressants, l'*Artemia salina* des marais salants, qui a été trouvé dans les mares salées de Lorraine, dans le grand Lac salé (Utah), etc., mais jamais en eau douce ; *Branchipus ferox* (Odessa), des Daphnies, des Copépodes comme le *Cyclops bicuspidatus* d'eau douce (aussi dans les marais salants du Croisic, les chotts d'Algérie, les mares salées de Lorraine, et à Odessa), *Diaptomus salinus* (Algérie, Hongrie, mer d'Aral et dans l'eau douce en Asie), *Wolterstorffia Blanchardi* (chotts d'Algérie et de Tripoli, dans le Holstein, en Roumanie, en Asie), *Laophonte Mohammed* (Algérie, Allemagne, mer d'Aral, et aussi en eau douce), etc., l'Amphipode *Orchestia gammarellus*, marin (lacs salés de Roumanie et d'Odessa, qui sont au voisinage de la mer, et dans les chotts d'Algérie, à 350 km. du rivage).

6° Un Poisson d'eau douce, *Gasterosteus aculeatus*, avec ses parasites et commensaux, qui atteint dans les mares salées de Lorraine une plus grande taille que dans les ruisseaux voisins (fig. 60, C).

Ces eaux salées continentales ont été peuplées presque entièrement par des habitants de l'eau douce avoisinante, dont un très petit nombre, doués d'euryhalinité et d'eurythermie, ont pu y trouver un milieu à leur convenance ; les légères variations qu'ils présentent permettent néanmoins de les rattacher à leur souche. Quant aux formes propres à ces eaux salées et au bord de la mer (par exemple *Artemia salina*), le problème de leur origine n'est pas résolu, car il est difficile de croire à une immigration passive, vu la distance qui sépare leurs diverses stations. Il est possible que ce soient des

espèces très anciennes, autrefois largement répandues en eau douce, qui ont disparu ou à peu près de ce dernier milieu devant des concurrences variées, de sorte que les eaux salées continentales et côtières auraient joué à leur égard le rôle d'une Réserve.

Bibliographie dans Florentin, Études sur la faune des mares salées de Lorraine (*Ann. Sc. Nat.*, 8e sér., 10, 1900, 209), et *même recueil* (12, 1901, 343).

EAUX THERMALES

Les eaux thermales constituent un milieu caractérisé non seulement par sa haute température, mais aussi par une salinité très variée suivant les sources, de sorte qu'elles ne peuvent être peuplées que par des animaux à la fois euryhalins et très eurythermes. Des végétaux inférieurs (*Beggiatoa*) peuvent vivre dans des eaux marquant jusqu'à 80°, mais les animaux sont beaucoup moins résistants : les Protozoaires ne dépassent guère 50°, et les Métazoaires de 43 à 45° ; tous les chiffres plus élevés que l'on a donnés reposent sur des erreurs d'observation, le thermomètre ayant été plongé dans une couche d'eau superficielle, beaucoup plus chaude que les zones inférieures où les animaux sont rigoureusement localisés.

La faunule thermale (entre 40° et le maximum) et subthermale (de 40° à 30°) comprend :

1° Un certain nombre de Protozoaires, surtout des Infusoires, parmi lesquels *Cyclidium glaucoma, Frontonia, Nassula elegans* (jusqu'à 48°-50°), divers Rotifères et Nématodes libres.

2° Une petite Paludine, *Paludestrina aponensis* (jusqu'à 46°, thermes euganéens près Padoue), dont les alliées vivent dans les eaux saumâtres circumméditerranéennes ; des Limnées, Planorbes et quelques autres Mollusques d'eau douce s'adaptent facilement aux eaux chaudes (jusqu'à 38°),

la coquille étant rabougrie par rapport à celle des exemplaires du milieu normal.

3° Quelques Crustacés, *Cypris balnearia* (Hammam-Meskhoutine près Guelma, 45°), *Cytheridea torosa* (thermes euganéens, 45°), espèce marine littorale et d'eau saumâtre, très répandue ; puis dans des eaux moins chaudes, des espèces saumâtres, *Palæmonetes varians* (près Vérone et Padoue, jusqu'à 37°), *Sphœroma Dugesi* (Aguas Calientes, au Mexique, 35°), etc. Des Coléoptères aquatiques, le *Bidessus thermalis* (Hammam-Meskhoutine, thermes euganéens, 44°) qui est une espèce thermale et littorale circumméditerranéenne, *Laccobius gracilis* (thermes de Baden en Argovie, de 20° à 49°, ?), *Helochares lividus* (diverses eaux thermales d'Italie, de 37° à 42°), larves de Stratiomes, de Libellules, etc.

4° Quelques Poissons et Batraciens font partie de la faune sub-thermale, par exemple l'*Astatotilapia Desfontainesi*, qui a été rencontré dans les eaux thermales de Gafsa (37°), et *Rana esculenta* (Gorse, thermes euganéens) qui supporte jusqu'à 35°.

Revue du sujet et bibliographie dans Issel, Sulla termobiosi negli animali acquatici (*Atti Soc. ligustica Sc. nat. geogr.*, 17, 1906). — Sulla biologia termale (*Int. Revue d. ges. Hydrobiol.*, 1, 1908).

EAUX ALCALINES, ACIDES, ETC.

Il y a encore des milieux aqueux, renfermant des produits qui paraissent les rendre impropres à la vie, et qui néanmoins ont été peuplés par quelques rares espèces, d'une résistance extraordinaire.

Lauterborn a donné le nom de *faune sapropélique* à une association qui vit dans le fond des mares stagnantes, à lentilles d'eau, dans la vase noire et spongieuse formée de matières végétales en décomposition et exhalant de l'hydrogène sulfuré ; cette association comprend des Infusoires, des Rotifères, des Gastrotriches, l'Oligochète *Tubifex*, etc., qui se

retrouvent dans les eaux renfermant des déchets industriels (sucreries, brasseries, distilleries).

Le lac d'Owen (sud de la Californie) a une eau peu salée, mais très alcaline (renfermant par litre 23 grammes de chlorure de sodium, 24 grammes de carbonate de sodium, 15 grammes de sulfate de sodium et de potassium), qui héberge de nombreux Infusoires et Copépodes, et des larves du Diptère *Ephydra alkalina*. Dans un lac du Nevada, dont l'eau tient en dissolution du chlorure de sodium (65 grammes par litre), du sulfate de sodium, carbonate de magnésium, etc., et dans le lac Mono (Californie), qui renferme en outre du borax et de l'acide borique, vivent encore, en énorme abondance, des larves d'*Ephydra*. On voit que ce sont les larves de Diptères qui persistent le plus longtemps dans les milieux anormaux ; bien que plongées dans le liquide, elles continuent à avoir une respiration aérienne, ce qui diminue la surface d'osmose ; c'est un autre Diptère, *Psilope petrolei*, qui pond et se développe peut-être dans des mares d'eau et de pétrole à Los Angeles (Californie), et un autre encore, le *Drosophila*, qui vit et évolue dans le vinaigre renfermant 4 p. 100 d'acide acétique.

Cependant la mer Morte (914 kilomètres carrés de surface) est absolument azoïque ; sa salure, très variable, va de 26 grammes de sels par litre (à la surface, vers l'embouchure du Jourdain) à 350 grammes (en pleine mer, par 300 mètres de profondeur) ; ce n'est certainement pas cette salure qui empêche la vie de s'y développer, mais probablement sa richesse en bromure et chlorure de magnésium ; en effet, les sources fortement salées qui entourent la mer Morte sont au contraire peuplées (*Cyprinodon*, larves de Diptères, etc.), et dans le lac sursalé Balack, près de la mer Caspienne, dont l'eau renferme 346 grammes de sels par litre (30° B.), il y a un Rotateur (*Diaschiza*), un Oligochète (*Enchytræus*), un Copépode (*Canthocamptus*), et des larves de Diptères.

Enfin le vinaigre, produit industriellement par l'oxydation

de l'alcool en présence du *Mycoderma aceti*, a aussi sa faunule : un Nématode, l'*Anguillula aceti*, et les larves de la Mouche des vinaigriers, *Drosophila funebris*.

Lauterborn, Die « sapropelische » Lebewelt (*Zool. Anz.*, 24, 1901, 50). — Lac d'Owen et autres : Loew, *Petermann's Geogr. Mitth.*, 23, 1877, 137 ; Williston, Dipterous larvæ from the western alkaline Lakes (*Canad. Entom.*, 17, 1885, 87). — Mer Morte : Barrois (Th.), Notes de voyage d'un Naturaliste à la mer Morte (*Revue biol. nord France*, 3, 1891, 44).

LE MILIEU TERRESTRE

La majeure partie des habitants du milieu terrestre appartient à trois grands groupes : les Arthropodes (Onychophores, Insectes, Chilopodes, Diplopodes et petits groupes alliés, Arachnides), les Gastropodes Pulmonés, et les Vertébrés à partir des Batraciens. Ceux-là n'ont pas d'alliés immédiats dans l'eau douce ou la mer, ou du moins ceux qu'on y trouve sont des animaux terrestres réadaptés à la vie aquatique (ce n'est pas absolument certain pour les Gastropodes Pulmonés d'eau douce). Puis viennent des unités isolées, qui ont souvent des alliés très proches dans les eaux, et dont beaucoup vivent sous les pierres, dans la mousse, le bois pourri ou enfouies dans la terre, c'est-à-dire en milieu humide : ce sont des Planaires terrestres (contrées chaudes du globe ; en Europe, le *Rhynchodemus terrestris* et le *Microplana humicola*), des Némertes (*Geonemertes* des régions australiennes et des îles malgaches), des Sangsues terrestres (*Hæmadipsa* de l'Inde et de l'Amérique du Sud), des Nématodes, les Oligochètes terrestres ou Vers de terre, quelques groupes ou unités de Mollusques Prosobranches (Cyclostomidés, Aciculidés, Truncatellidés, Cyclophoridés, Hélicinidés), quelques Crustacés (les Oniscides et les Amphipodes *Orchestia* et *Talitrus*). Enfin, en troisième lieu, il y a encore des formes qui ne sont pas vraiment terrestres, c'est-à-dire qui sont forcées de passer dans l'eau une partie de leur existence (la phase lar-

vaire), par exemple les Crabes et Pagures terrestres qui vont pondre à la mer (*Gecarcinus*, *Cardisoma*, le *Birgus latro* ou Crabe des cocotiers, Cénobites habitant des coquilles), les Poissons sub-terrestres comme l'Anabas, le *Periophthalmus*, le *Clarias lazera*, et enfin les Batraciens (*Salamandra maculosa*, Tritons, Crapaud, etc.).

Les adaptations terrestres. — Pour qu'un animal devienne vraiment terrestre, il y a quatre adaptations nécessaires : 1° la possession d'un appareil respiratoire capable d'absorber l'oxygène gazeux de l'air; 2° la fécondation interne des femelles ; 3° un développement direct ne comportant pas de phase larvaire aquatique ; 4° une résistance étendue soit à l'élévation de température, soit au froid, soit à la dessiccation ; cette dernière adaptation est réalisée à des degrés très variables, et c'est elle qui règle surtout la distribution des animaux terrestres.

On trouvera dans les Traités d'Anatomie comparée et de Zoologie des renseignements sur la structure et le fonctionnement des appareils respiratoires aériens, poumons des Vertébrés, des Arachnides, des Gastropodes, trachées des Insectes et des Cloportes, appareil labyrinthique des Poissons sub-terrestres, du *Birgus latro*, etc., ainsi que sur les organes et dispositifs variés qui assurent la fécondation des œufs à l'intérieur du corps de la femelle. La condensation du développement, supprimant la phase larvaire, est généralement en relation avec l'existence de gros œufs avec beaucoup de vitellus nutritif, d'où sortent des petits aptes à mener la même vie que leurs parents ; elle est plus rarement déterminée par le viviparisme avec greffe sur l'organisme maternel (quelques Péripates, Mammifères). La résistance nécessaire à la dessiccation ou à la chaleur sèche est en rapport avec la présence de revêtements difficilement perméables : cuticule des Arthropodes, écailles épidermiques des Reptiles, plumes des Oiseaux, poils des Mammifères ; les animaux chez lesquels ils n'existent pas ou sont imparfaitement développés sont contraints de

vivre dans les lieux humides ; aussi, pendant la saison sèche, les Mollusques terrestres des régions chaudes du globe s'enfoncent-ils profondément en terre ou se cachent dans des fentes de rochers, et y restent plusieurs mois en vie latente (estivation). La résistance au froid est obtenue soit par un ralentissement des phénomènes vitaux pendant la mauvaise saison (hibernation des adultes, de chrysalides ou d'œufs, suivant les groupes), soit par l'acquisition d'une température constante (Oiseaux et Mammifères).

Préadaptation à la vie terrestre. — Comme nous l'avons montré pour les adaptations à l'eau douce, celles nécessaires à la vie terrestre ont dû apparaître isolément chez des animaux aquatiques ; ceux-là seulement qui, fortuitement, ont réuni les préadaptations indispensables, ont pu dans leur extension quitter le milieu aquatique et envahir la terre.

Les poumons, adaptation capitale à la vie terrestre, ont apparu certainement chez des Poissons (vessie natatoire? flotteurs?) en tant qu'organes, mais leur importance respiratoire devait être nulle ; on sait du reste qu'ils manquent chez beaucoup de Salamandrines, qui s'en passent fort bien, et que les têtards de Grenouilles ne les utilisent pas, tant qu'ils mènent la vie aquatique. Par un changement de fonction qui a pu être très rapide, ces flotteurs devenus poumons ont pris une importance décisive et ont permis à des habitants de marécages de sortir définitivement du milieu aquatique.

Il y a du reste bien des Poissons qui, au point de vue respiratoire, sont devenus presque terrestres, grâce à l'appareil labyrinthique ou à un autre dispositif : le *Periophthalmus* africain est constamment hors de l'eau à la recherche des Insectes, Crustacés et Mollusques dont il fait sa nourriture, sautillant rapidement sur la vase à l'aide des nageoires pectorales très musclées ; il peut même grimper sur les racines des palétuviers et franchir à sec des espaces considérables sous le soleil brûlant des tropiques. Le plus ter-

restre est un Siluroïde du Sénégal, le *Clarias lazera* : dans la localité où il a été observé, la saison pluvieuse dure à peu près deux mois, et pas une goutte d'eau ne tombe dans le reste de l'année; aussi, lorsque les mares où vivent ces Poissons sont desséchées, ils mènent vraiment une vie de Batraciens terrestres; dans le jour, les *Clarias* se mettent à l'abri de la chaleur en s'enfonçant dans la vase; le soir ou la nuit, ils vont ramper agilement dans les champs, en quête de graines de Millet dont ils se nourrissent, ce qui est tout à fait extraordinaire pour un Poisson; ajoutons que les *Clarias* effrayés poussent des cris comme des Chats en colère.

Les ongles, qui seront si utiles comme organes d'accrochage, et plus tard comme armes et outils de fouille, apparaissent sous leur forme rudimentaire chez les larves d'Urodèles et acquièrent un complet développement chez la Salamandre *Onychodactylus japonicus*, qui a de vraies griffes cornées aux deux paires de pattes.

La fécondation interne, adaptation tout à fait nécessaire à la vie terrestre, est connue aussi chez des Vertébrés purement aquatiques, comme des Elasmobranches, quelques Téléostéens (*Girardinus*) et Tritons, et c'est forcément quelque espèce présentant déjà ce caractère qui a pu commencer à abandonner le milieu aquatique.

Enfin, le développement direct, ne comportant pas de phase larvaire aquatique, apparaît souvent chez les Batraciens, qui montrent actuellement tant de passages entre la faune d'eau douce et la terrestre : la phase aquatique est réduite au minimum chez des Rainettes arboricoles, comme *Hyla luteola* (Brésil) dont les têtards se développent dans l'eau qui se rassemble à la base des feuilles de Broméliacées, comme *Leptodactylus mystacinus* du Brésil et Paraguay dont les têtards peuvent vivre dans la terre humide, sous les feuilles pourries, l'eau des pluies suffisant de temps à autre pour leur permettre un peu de vie aquatique. La phase aquatique est totalement supprimée, par des procédés variés, chez d'autres

Batraciens : les uns sont vivipares, et les jeunes sortent des organes maternels aptes à mener la vie terrestre, comme chez *Spelerpes fuscus* (Italie, Sardaigne) et *Salamandra atra* des Alpes (incubation de deux œufs dans l'oviducte), *Nototrema ovifera* de l'Amérique du Sud (incubation dans une poche creusée sur le dos de la femelle), *Rhinoderma* du Chili (une quinzaine d'œufs logés dans les sacs vocaux du mâle), *Pseudophryne vivipara* de l'Afrique allemande (67 embryons dans les oviductes) ; d'autres sont ovipares, mais le développement se poursuit entièrement dans l'œuf, y compris la métamorphose ; c'est le cas d'*Hylodes martinicensis*, petite Rainette des Antilles, qui pond sous les pierres ou sur les feuilles de 20 à 30 œufs, d'*Hyla Goeldii* (Rio-de-Janeiro), dont les œufs sont portés jusqu'à éclosion sur le dos de la mère, et de *Rana opisthodon* des îles Salomon qui pond dans des fentes humides de rochers.

A notre époque, on peut encore suivre facilement le passage de la vie aquatique à la vie terrestre chez divers Gastropodes : les familles tropicales des Auriculides et Otinides, marines ou d'eau saumâtre, n'ont plus de branchies, mais un véritable poumon ; aussi ne peuvent elles plus vivre complètement immergées dans l'eau ; quelques espèces (*Scarabus*) quittent même le rivage pour se cacher dans les bois, sous les feuilles mortes ; le genre cosmopolite *Carychium* a complètement abandonné la mer et vit dans des marécages. D'autre part, certaines formes littorales des tropiques, comme des Littorines et des Nérites fixées sur des rochers rarement mouillés par l'eau, peuvent supporter longtemps la sécheresse et les rayons brûlants du soleil ; une *Neritodryas*, du reste, vit aux Philippines sur des arbres, à quelque distance de tout milieu aquatique ; aussi n'est-il pas étonnant que les Littorines aient donné naissance à la souche des Cyclophoridés, Cyclostomidés et Aciculidés terrestres, tandis que les Héliciniidés des îles indo-pacifiques et des Antilles proviennent des Néritines. C'est sans doute à cause

de cette origine tropicale ou semi-tropicale que les Operculés terrestres résistent si mal au froid, et manquent dans les régions à hivers rigoureux.

Les Amphipodes *Orchestia* et *Talitrus*, dont les représentants aquatiques vivent dans la zone marine sub-terrestre, donc à la limite de deux modes d'existence, fournissent des espèces purement terrestres, humicoles, que l'on rencontre à des distances considérables de la mer : par exemple le *Talorchestia rectimana* de Tahiti, trouvé sous une pierre avec un Scorpion, et le *Talitrus Alluaudi*, de l'archipel des Gambier, trouvé sous les pierres avec des Cloportes et des Iules.

Clarias : Boulenger, *Les Poissons du bassin du Congo,* Bruxelles, 1901 (p. 249). — Batraciens : Sampson, Unusual modes of breeding and development among Anura (*Amer. Natur.*, 34, 1900, 687).

LES FACIES TERRESTRES [1]

Les facies terrestres sont infiniment variés, et leurs conditions physiques beaucoup moins uniformes que celles du domaine aquatique. Nous étudierons sommairement les forêts, les savanes, les steppes et les déserts, les montagnes et les régions polaires, puis de petits milieux comme les mousses, les maisons, les caves et les serres, et enfin les îles. Nous laisserons pour un autre chapitre tout ce qui a trait au domaine souterrain, terrestre ou aquatique.

LA FORÊT

La forêt varie infiniment d'aspect : dans les régions tropicales, les forêts où abondent les lianes ligneuses et les épiphytes abritent une riche faune d'Oiseaux, de Reptiles, de Batraciens et d'Insectes ; c'est la patrie des grands Singes et en particulier des Anthropoïdes, et de quelques grands et robustes herbivores, Éléphants, Rhinocéros et Buffles, qui peuvent seuls se frayer un passage dans l'inextricable sous-

1. Généralités dans Simroth, *Die Entstehung der Landtiere*, Leipzig, 1891.

bois. Les animaux arboricoles ont souvent des parachutes qui leur permettent des sauts étendus : patagium du Galéopithèque et des Écureuils volants, palmure des Lézards *Draco* et *Ptychozoon* de la région malaise, de la Rainette *Polypedates* de Java, des larves du Mantide *Hymenopus coronatus*. Il y a beaucoup de petits animaux verts comme l'entourage (Rainettes, Serpents).

Dans les régions tempérées froides, les forêts d'arbres à feuilles caduques ou de Conifères abritent l'Écureuil, le Lièvre, le Lapin, des Cervidés, le Sanglier, l'Ours brun, le Blaireau, le Chat sauvage, le Renard et le Loup.

SAVANES, STEPPES ET DÉSERTS

Les savanes sont d'immenses prairies à plantes xérophiles, où se dressent des arbres isolés (*brousse* africaine, *jungle* indienne riche en Bambous) : là habitent des Singes et un grand nombre d'herbivores, la Girafe, les Antilopes, les Zèbres, les Éléphants ; les Fourmiliers y trouvent en abondance les Fourmis. Les grands fauves y abondent, ainsi que les Reptiles et les Insectes.

Les steppes herbeuses ou pierreuses, sèches ou humides, diffèrent graduellement du facies précédent par la disparition des arbres, puis des broussailles ; c'est la *prairie* de l'Amérique du Nord, les *pampas* de l'Argentine, la *puzta* hongroise, les *maquis* et *garigues* des régions méditerranéennes. La faune des steppes d'Eurasie comprend des Équidés (*Equus caballus, onager, hemionus*), l'Antilope Saïga, beaucoup de Rongeurs (Hamster, Spermophile, Gerboise, Marmotte bobac, etc.)

Les savanes et les steppes conduisent aux déserts, développés surtout aux confins de la zone tropicale (Sahara, Arabie, Afrique australe, Asie centrale, Montagnes rocheuses, Pérou, Chili, Patagonie, Australie) : la végétation, rare et clairsemée, est très xérophile (plantes grasses, à feuilles coriaces, épi-

neuses, à racines traçantes). La vie animale est moins abondante que dans la steppe et la savane : on y trouve les Chameaux et Lamas, des Gazelles et Antilopes, le Renard fennec, la Gerboise, des Oiseaux coureurs, de nombreux Reptiles, Insectes, Scorpions et Araignées. Sur une très petite échelle, les dunes sableuses qui bordent les côtes océaniques présentent le facies désertique. Les caractéristiques de la faune des steppes sèches et des déserts sont : 1° la grande fréquence des colorations homochromiques avec le sol, sur lesquelles nous reviendrons plus loin ; 2° une excessive résistance à la dessiccation, si bien qu'on trouve dans le Sahara algérien, en plein soleil, par 43° de chaleur, des quantités d'*Helix pisana* et *lactea* ; dans des Musées, des *Helix* de régions désertiques (*H. lactea, desertorum*) sont revenus à la vie, après quatre ans et plus de vie latente, passés absolument à sec.

LA MONTAGNE [1]

Les conditions physiques importantes de la montagne sont évidemment la durée et l'intensité de la saison froide, qui atteignent leur maximum dans la région des neiges pérennes (à partir de 2 800 mètres dans les Alpes), qui reproduit les facies de toundra et de glaciation permanente des terres polaires. La faune, qui varie suivant les facies rocheux, herbeux ou forestiers de la montagne, va naturellement en diminuant à mesure qu'on s'élève, et ne comprend plus au niveau des neiges que des animaux inférieurs particulièrement adaptés, tels que des Collemboles (*Isotoma saltans* et *tigrina* des Alpes) qui vivent en colonies innombrables jusque dans les fissures capillaires de la glace, et de très nombreux Coléoptères strictement localisés au pourtour des glaciers, sous les pierres ou les mousses, qui apparaissent à l'état parfait dès

1. Fatio, *Faune des Vertébrés de la Suisse*, Genève et Bâle, 1869-1904. — Mélanisme des animaux montagnards : Kammerer, Beiträge zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa (*Arch. f. Entwicklm.*, 16, 1904, voir p. 256).

que les gazons sont débarrassés de la neige qui les couvrait : ce sont surtout des Carabes, des *Nebria* et *Trechus*, des Staphylinides, Silphides, Byrrhides, auxquels les entomologistes ont attribué fréquemment les épithètes d'*alpestris*, *nivalis*, *glacialis*, etc.

Naturellement, la faune de la montagne est une émanation de celle de la plaine ; beaucoup d'espèces sont aptes à vivre dans les deux milieux ; d'autres sont spéciales aux montagnes, soit parce que les émigrants ont présenté dans les altitudes élevées des mutations qui ont été l'origine de formes endémiques, soit parce que les espèces colonisatrices ont disparu de la plaine, comme il est arrivé à la suite de la période glaciaire au voisinage des montagnes de l'Europe centrale, de l'Amérique du Nord et de l'Afrique du nord (voir page 262).

Caractéristiques de la faune montagnarde. — Les caractéristiques sont surtout des adaptations ou des choromorphismes en rapport avec la basse température ; en première ligne, l'hibernation comme chez les Marmottes (réserve graisseuse) et les Myoxidés (provisions accumulées pendant la belle saison). Beaucoup de formes montagnardes ne s'endorment pas en hiver ; le Campagnol des neiges (*Microtus nivalis*), entre autres, qui monte jusqu'à 3.500 mètres et plus (Alpes et Pyrénées), vit en hiver dans des galeries ou des chalets ensevelis sous la neige. Le viviparisme de *Salamandra atra*, espèce exclusivement montagnarde (de 750 mètres à 3.000 mètres) est assurément une propriété qui, en dispensant ses petits de la phase aquatique, a facilité son extension ; le Lézard qui monte le plus haut dans les Alpes, jusqu'à plus de 3.000 mètres dans les oasis rocheux entre les neiges, est également vivipare (*Lacerta vivipara*), de même que la *Vipera berus*, qui va jusqu'à la limite de la zone glacée (2.750 mètres). Nous avons mentionné ailleurs la prolongation de la vie larvaire chez *Rana temporaria*, *Bufo vulgaris* et *Triton alpestris*, en rapport avec le froid, les changements saisonniers du *Lepus*

varronis et du *Lagopus mutus* qui prennent en hiver une robe blanche, ainsi que la petite taille des exemplaires montagnards par rapport à ceux de la plaine. Il y a encore un caractère de coloration qui, sans être constant, est assez fréquent dans les montagnes : c'est le mélanisme ; la *Salamandra atra* se différencie par sa livrée constamment noire de la Salamandre maculée de la plaine ; la Limace rouge brique des plaines (*Arion empiricorum*) est d'un roux plus ou moins sale à de faibles altitudes, et constamment noire (variété *ater*) dans les Vosges ; les expériences de croisement ont montré que cette coloration était une mutation transmissible. On connaît aussi des variétés noires d'Écureuil, de *Lacerta vivipara*, de *Tropidonotus natrix* et *Vipera berus*, d'*Helix arbustorum* (var. *alpicola*), du *Carabus auronitens*, de l'Hémiptère *Graphosoma semi-punctatum* et de nombreux Papillons, qui sont, non pas spéciales absolument aux montagnes, mais plus fréquentes là qu'ailleurs, tout en coexistant avec les individus de coloration normale ; d'une façon générale, les Insectes montagnards ont des couleurs à la fois plus brillantes et plus foncées que leurs alliés de la plaine.

LES TERRES POLAIRES [1]

Les zones polaires arctique et antarctique sont séparées des zones tempérées par l'isotherme de 10° du mois le plus chaud, ce qui coïncide à peu près avec la limite extrême de la végétation arborescente ; elles présentent deux facies : 1° la *toundra* (bord septentrional de l'Eurasie et Amérique arctique), tapis de lichens et de mousses, parsemé çà et là d'arbrisseaux (*Betula nana*, *Salix herbacea*), qui repose sur un sol gelé en profondeur, qui en été ne dégèle qu'à la surface ; 2° l'*inlandsis* (Groenland, continent antarctique), calotte de

1. *Fauna Arctica* (Römer et Schaudinn), 4 vol., Iéna, 1900-1906. — Expéditions antarctiques ; Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903 (vol. X), Belgica (1897-99), Charcot (1903-1905). — Enderlein, *Die Insekten des antarktischen Gebiets*, 1908.

neige et de glace, que dépassent quelques pointements rocheux avec un maigre gazon de mousses et de lichens.

La faune de la toundra, qui présente naturellement tous les passages avec celle des zones tempérées froides, comprend des Mammifères herbivores de grande taille, les Rennes (*Rangifer groenlandicus*, *Pearyi*, *arcticus*), le Bœuf musqué (*Ovibos Wardi* et *moschatus*), autrefois le Mammouth, des Rongeurs (*Lepus timidus* et autres, plusieurs *Lemmus*, *Microtus*, etc.), des Musaraignes, des Carnassiers, comme l'Ours blanc des rivages (*Ursus maritimus*), le Glouton (*Gulo luscus*), le Renard polaire (*Vulpes lagopus*), la Zibeline (*Mustela zibellina*), les *Putorius nivalis* et *arcticus*. Il y a une riche faune d'Oiseaux, surtout aquatiques, dont beaucoup sont de passage; parmi les sédentaires relatifs, les Pingouins ou Manchots, aux ailes transformées en nageoires, sont représentés au nord par les genres *Alca* et *Alle* et au sud par les *Spheniscus* et *Pygoscelis*.

Il n'y a ni Reptiles ni Amphibiens; le Lézard le plus septentrional est *Lacerta vivipara* que l'on trouve en Eurasie jusqu'à l'île Solowetsk (mer Blanche), au Cap Nord et à Sakhaline; le Batracien le plus septentrional est une Grenouille de l'Alaska. Il y a peu d'Insectes et de Mollusques terrestres; le dernier de ceux-ci est la *Physa hypnorum*, à coquille ultramince, qui vit encore au nord de la Sibérie, dans un pays où la moyenne annuelle est d'environ —10°; le Ver de terre le plus septentrional est l'*Helodrilus octaedrus* de l'Islande, du Groenland et de Nowaja Semlja.

L'inlandsis a encore sa faune : au bord de la mer, l'Ours, des Oiseaux, les Phoques (*Ogmorhinus* et *Ommatophoca* de l'antarctique, *Cystophora*, *Halichœrus* et *Phoca* de la région arctique), les Morses et les Otaries arctiques, et dans les maigres tapis de Cryptogames ou sous les pierres une faunule de petits animaux, des Collemboles, le Diptère némocère *Belgica antarctica* aux ailes atrophiées (fig. 89, C), des Acariens, des Tardigrades (*Macrobiotus arcticus*, commun aux deux pôles) et des Rotifères (*Philodina*).

Caractéristiques de la faune polaire. — Comme on peut s'y attendre, toutes les caractéristiques de la faune polaire, adaptations ou caractères induits, sont en rapport avec le froid. Les Vertébrés ont une épaisse couche de lard, protectrice et servant de réserve nutritive, qu'ils acquièrent lors de la suralimentation estivale ; le Bœuf musqué et les Rennes ont en hiver un long poil épais, impénétrable aux vents de tempêtes ; naturellement l'évolution des animaux inférieurs est considérablement ralentie ; c'est ainsi que les chenilles polaires restent deux ou trois ans à cet état, et hivernent plusieurs fois.

Beaucoup de Mammifères polaires deviennent blancs en hiver, le Lièvre, le *Lemmus*, le Renard (sauf la variété mélanique dite Renard bleu qui reste brun ardoisé), tandis que d'autres, le Renne, le Bœuf musqué, gardent leur pelage foncé plus ou moins mélangé de poils blancs ; la Marte zibeline a de même une fourrure d'hiver d'un beau brun doré, contrairement à ce qui se passe pour l'Hermine, cependant de la même famille. A ces cas de fluctuations induites par le froid, s'ajoutent des espèces naturellement blanches, comme l'Ours polaire et le *Rangifer Pearyi* (de la terre d'Ellesmere) qui est presque tout blanc, ce qui le différencie des autres Rennes, le Gerfaut du Groenland (*Hierofalco candicans*), et le Harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*) qui, légèrement pigmentés dans le jeune âge, deviennent en vieillissant d'un blanc éblouissant. On dit souvent qu'il est avantageux pour les animaux polaires d'être blancs, car cela les rend presque invisibles sur fond de neige, mais il est bien douteux que cette homochromie leur soit de quelque utilité défensive ou offensive ; il est plus probable que la robe blanche des animaux à sang chaud joue un rôle comme anti-déperditeur de calorique en raison de son faible pouvoir émissif, de sorte que les Oiseaux et Mammifères naturellement blancs, ou ceux chez lesquels le froid de l'hiver provoque le blanchiment, sont préadaptés sur ce point à la vie dans les régions polaires, étant légèrement avantagés

au point de vue de la perte de chaleur; l'homochromie défensive ou offensive n'est qu'un avantage (?) surajouté.

LA MOUSSE ET L'HUMUS [1]

Les mousses et lichens des troncs d'arbres et des toits, les débris végétaux hygroscopiques et l'humus sur lequel ils reposent, abritent une faunule de petits animaux *muscicoles* ou *humicoles*, qui établit un passage entre la faune vraiment terrestre et la faune aquatique d'une part, les formes épigées et les cavernicoles d'autre part. Elle comprend des Protozoaires, notamment des Amibes (*Amœba terricola*) et des Rhizopodes à carapace (*Difflugia*, *Trinema*, *Euglypha*, etc.), une Planaire terrestre (*Rhynchodemus terrestris*) très répandue en Europe, des Nématodes du groupe des Anguillules, des Rotifères (*Rotifer vulgaris*, *Callidina* aveugle vivant dans les petits godets remplis d'eau de l'Hépatique *Frullania dilatata*) et de petits Mollusques (*Pupa muscorum*, *Helix hispida*). Les Arthropodes sont nombreux : des Isopodes terrestres (*Ligidium, Armadillidium*), et des Copépodes de la famille des Harpactides, aveugles ou à yeux réduits (*Ophiocamptus muscicola*, plusieurs *Canthocamptus*), un Diplopode (*Polyxenus lagurus*), de nombreux Thysanoures et des larves d'Insectes, des Tardigrades (*Milnesium*, *Macrobiotus*), des Pseudo-scorpions et de nombreux Acariens Gamasides et Oribatides, aveugles.

Les caractéristiques de cette faune sont la grande résistance des animaux qui la composent à la gelée et à la dessiccation ; beaucoup d'entre eux, comme les Rotifères, Anguillules et Tardigrades, qui sont en pleine activité lorsque les mousses sont imbibées d'eau, peuvent se dessécher d'une façon complète sans mourir ; on a ainsi constaté la révivis-

1. Richters, Die Thierwelt der Moosrasen (*Ber. d. Senckenb. Naturf. Ges Frankfurt*, 1901, 169). — Heinis, Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden, Rotatorien und Tardigraden der Umgebung von Basel (*Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonk.*, 5, 1910).

cence de Rotifères après 16 ans de dessiccation. Cette propriété singulière qui leur a permis de vivre dans le milieu des mousses, manque à peu près complètement aux espèces voisines, franchement aquatiques, des mêmes groupes. La grande résistance vitale des muscicoles rend leur dissémination passive plus aisée; aussi la faune des mousses, dans toutes les régions du globe jusqu'aux zones polaires, est-elle relativement uniforme.

LES MAISONS ET LES SERRES

L'Homme, en construisant ses habitations et annexes, a créé toute une série de nouveaux milieux qui hébergent une faune particulière de Rongeurs (Rat noir, Surmulot, Souris) et de petits Invertébrés; ils y trouvent un abri qui les soustrait aux intempéries ou remplace la chaleur des pays tropicaux, et une abondante provende alimentaire dans les débris de nourriture ou les objets manufacturés d'origine végétale et animale. Cette faune comprend des espèces du pays même, pour lesquelles les habitations sont simplement un milieu favorable, et des espèces qui ne peuvent plus se passer du voisinage de l'Homme; depuis des siècles, il les transporte avec lui dans ses migrations ou les voyages commerciaux, si bien qu'elles sont devenues cosmopolites et qu'il est difficile d'indiquer leur patrie originelle.

Dans les maisons chaudes et en particulier dans les boulangeries, on rencontre des espèces qui pourraient bien avoir une origine sub-tropicale, si l'on en juge par leur sensibilité au froid : en première ligne la Blatte des cuisines (*Stylopyga orientalis*), que l'on croit d'origine asiatique, et dont l'extension en Europe paraît relativement récente (fin du XVI[e] siècle?); elle vit exclusivement dans les habitations, sauf dans l'Inde et en Amérique, où, paraît-il, on la trouve parfois en liberté; la Blatte américaine (*Periplaneta americana*), fléau des régions chaudes de l'Amérique et des Antilles, s'est répandue

par l'intermédiaire des vaisseaux dans plusieurs villes maritimes d'Europe, où elle habite exclusivement les serres et les maisons bien chauffées ; quant à la Blatte germanique (*Phyllodromia germanica*), qui se comporte comme les précédentes, son adaptation à l'Homme est sans doute plus ancienne.

Le *Gryllus domesticus*, très lucifuge, vit à l'état libre dans l'Afrique du nord ; en Europe, il habite les parties chaudes des maisons et aussi certaines mines (le Creusot) ; la Forficule *Apterygida arachidis* (d'origine africaine ?), que l'on trouva pour la première fois à Marseille en 1867, vit maintenant à Paris dans des boulangeries ; enfin un Lépisme, *Thermobia domestica*, qui affectionne le voisinage des fours et supporte des températures élevées, est probablement d'origine américaine; vers 1894, il est devenu très abondant en Angleterre, en Hollande, à Brest, etc.

La *Scutigera coleoptrata*, qui vit sous les pierres et le bois mort dans le midi de l'Europe et aussi dans les maisons, où elle fait la chasse aux Araignées, remonte dans ce dernier habitat jusqu'à Paris et Nancy ; de même un petit Coléoptère, le *Niptus hololeucus*, qui vient probablement d'Asie Mineure, s'est répandu dans toute l'Europe, au cours du XIX[e] siècle, mais seulement dans les maisons et fabriques (au nord jusqu'en Norvège et en Finlande) ; il ne redevient indépendant de l'Homme que dans le midi de la France, où on l'a signalé en nombre dans des nids d'Hirondelles et de Pigeons à l'entrée d'une grotte de l'Ariège.

Les caves ont comme conditions physiques une obscurité relative, une température constante et parfois l'humidité, de sorte qu'elles sont très comparables à des entrées de grottes ; elles sont habitées par une petite faune de troglophiles (voir page 352 pour la définition de ce terme), les uns carnassiers,

1. Apterygida : voir Lesne (*Bull. Soc. entom. France*, 1905, 258, et 1910, 204) ; Planet (*Naturaliste*, 31, 1909, 281). — Niptus : Mercier (*Feuille jeunes Natur.*, 40, 1910, 95) ; Jeannel (*Arch. Zool. exp.*, 5° série, 1, 1909, 525). — Thermobia : Houlbert, *Les Insectes ennemis des livres*, Paris, 1903, (p. 162).

les autres se nourrissant de bois pourri et des restes de provisions : de nombreuses Araignées, surtout des *Pholcus* et la Tégénaire domestique, tendent leurs toiles au voisinage de l'entrée et des soupiraux ; sur le sol et sous les débris, on trouve divers Cloportes, des Polydesmes (aveugles), le *Lithobius forficatus,* des Coléoptères (le Silphide *Catops* voisin des *Bathyscia* cavernicoles, des *Cryptophagus*, *Blaps*, etc.), la Locuste coprophage *Dolichopoda geniculata* (en Italie) qui vit aussi dans des grottes; dans les endroits humides, des Gastropodes (*Limax maximus*, *Hyalinia cellaria*), etc. Comme les maisons, les caves permettent à des espèces méridionales de remonter vers le nord ; c'est le cas du Cloporte *Philoscia cellaria*, qui dans le Midi vit sous les pierres, et a été rencontré plus au nord dans des caves à température constante (caves de Beaune, champignonnières des environs de Paris).

Les serres [1] renferment, outre les espèces indigènes (Cloportes, etc.) auxquelles plaît ce milieu clos, humide et riche en humus, des espèces exotiques amenées avec les plantes, qui s'acclimatent et se reproduisent : des Fourmis, des Coccides, l'Amphipode terrestre *Talitrus Alluaudi* (serres de Cambrai et du Muséum de Paris) qui vit normalement dans la région malgache et l'archipel des Gambier, de petits Mollusques, de nombreux Vers de terre, une Planaire de grande taille (*Placocephalus kewensis* des serres d'Irlande et de Kew), une Némerte terrestre (*Geonemertes* du palmarium de Frankfurt a.-M.), et la célèbre Méduse d'eau douce *Limnocodium Sowerbyi* (bassins à *Victoria regia* de Londres, Munich, Lyon, aquarium de Washington).

LES ÎLES [2]

Au point de vue faunique, les îles appartiennent à deux

1. Dollfus (A.) et collaborateurs, Recherches zoologiques dans les serres du Muséum de Paris (*Feuille jeunes Natur.*, 26, 1896, 90). — Pour *Limnocodium*, voir Hargitt, Occurrence of the fresh-water Medusa Limnocodium in the United States (*Biol. Bull.*, 14, 1908, 304).

2. Ouvrage fondamental : Wallace, *Island Life,* 2e éd., London, 1892.

catégories : les unes, dites continentales, sont les fragments d'anciens continents, disparus à une époque plus ou moins ancienne ; leur faune actuelle peut être formée : 1° par les descendants des animaux qui y existaient avant l'isolement ; 2° par des immigrants qui ont pu y parvenir par eau ou par voie aérienne, ou encore être apportés par l'Homme. Les autres îles, dites océaniques, ont toujours été des îles, qu'elles soient d'origine coralligène (Bermudes), ou qu'elles aient surgi du sein des eaux par soulèvement (îles Sandwich, Kerguelen ?, Maurice et Bourbon ?) ; elles ne peuvent donc renfermer que des immigrés, forcément rares, apportés par le vent ou par des arbres flottants qui viennent des continents les plus proches ou arrosés par les mêmes courants marins. Les unes et les autres sont d'un très grand intérêt zoologique et réalisent de grandioses expériences, dont nous avons aujourd'hui à interpréter les résultats ; en effet, les espèces insulaires, quelle que soit leur origine, sont soumises à des conditions très spéciales de milieu, isolées de leur souche et abritées de beaucoup de concurrences ; aussi les mutations qu'elles peuvent présenter se conservent, et conduisent à la formation d'un nombre considérable d'espèces spéciales ou *endémiques* ;

Açores : Travaux de Guerne, Th. Barrois, indiqués dans Richard, Sur la faune des eaux douces des Açores (*Bull. Soc. Zool. France*, 21, 1896, 171). — Canaries : Alluaud, Voyage de M. Ch. Alluaud aux îles Canaries (*Mém. Soc. Zool. France*, 4, 1891, 580).

Galapagos : *Papers from the Hopkins-Standford Galapagos expedition* 1898-1899 (*Proc. Washington Ac. Sc.*).

Sandwich : Sharp et collaborateurs, *Fauna Hawaiiensis*, 3 vol., Cambridge, 1899-1908.

Kerguelen, Saint-Paul, Crozet, etc. : *Deutsche Südpolar Expedition* 1901-1903, vol. 2 et 10. — Chun, *Aus den Tiefen des Weltmeeres*, Iena, 1900 (p. 244).

Iles Marshall : Schnee, Die Landfauna der Marshall-Inseln (*Zool. Jahrb. Syst.*, 20, 1904, 387).

Mammifères nains : Hagmann, Die Landsäugetiere der Insel Mexiana (*Arch. f. Rassen-Biol.*, 5, 1908, 1). — Hilzheimer, Neigen inselbewohnende Säugetiere zu einer Abnahme der Körpergrösse? (*Arch. f. Rassen-Biol.*, 6, 1909, 305). — Osborn, The causes of extinction of Mammalia (*Amer. Natur.*, 40, 1906, p. 841).

Insectes désailés : Enderlein, Die Insekten und Arachnoiden der Kerguelen (*Wiss. Ergeb. Valdivia*, 3, 1903). — Jacobs, Becker et Rübsaamen, Diptères (*Résultats du voyage du S. Y. Belgica*, 1906). — Imms, Anurida (*Trans. Liverpool Biol. Soc.*, 20, 1906, 353).

d'autre part, les îles très anciennes ont souvent conservé comme une Réserve des formes qui s'éteignaient totalement sur les continents, devant des concurrences qui n'existaient pas dans les îles ; aussi renferment-elles souvent des animaux archaïques, comme le *Sphenodon* de la Nouvelle-Zélande, les Marsupiaux et Monotrèmes d'Australie et de Tasmanie, les Lémuriens de Madagascar.

Nous avons précédemment étudié la faune des grandes îles continentales, Australie et Nouvelle Zélande, Madagascar, Antilles, Grande Bretagne et Irlande, Corse et Sardaigne ; nous allons examiner brièvement celle des îles de petites dimensions.

Açores, Madère, Canaries, îles du Cap Vert. — Les faunes de ces différentes îles présentent de telles ressemblances qu'il est bien possible que celles-ci soient les restes d'une masse plus étendue, miocène ou pliocène, peu éloignée de la région circumméditerranéenne ou peut être même rattachée à celle-ci. Les Açores, à 1.450 kilomètres à l'ouest du Portugal, ont comme habitants primitifs une petite Chauve-Souris européenne, des Oiseaux communs en Europe et dans le nord de l'Afrique, des Insectes européens ou alliés à des espèces de l'Europe, des Canaries, de Madère et du Brésil, et des Mollusques terrestres spéciaux, mais alliés à des formes européennes. L'Homme y a introduit des Lapins, Rats et Souris, sans doute un petit Lézard particulier qui vient de Madère ou de Ténériffe, la Grenouille (en 1821 ?), le Poisson rouge et l'Anguille. Les Canaries ont aussi une faune à caractère méditerranéen : des Lépidoptères d'Europe et de Barbarie, et aussi trois espèces de l'Amérique tropicale (deux *Danaïs*, une *Vanessa*), des *Pimelia* alliés aux formes barbaresques, trois Bostriches spéciaux, mais voisins d'espèces méditerranéennes, 160 Mollusques terrestres, presque tous spéciaux (surtout des *Helix*), des Lézards et l'Anguille ; il n'y a pas de Mammifères, à part les Chauves-Souris. Sur quelques îlots du groupe des

îles du Cap Vert, on rencontre un Lézard spécial, le *Macroscincus Cocteaui*, qui se nourrit de végétaux succulents, et qui est du reste en voie d'extinction.

Galapagos. — Le groupe des Galapagos, situé sur l'équateur, à 800 kilomètres de la côte ouest de l'Amérique du Sud, est probablement d'origine volcanique assez ancienne (début du tertiaire?) ; depuis plusieurs siècles ces îles sont fréquemment visitées par les navires, qui y ont introduit une quantité d'animaux, Chevaux, Anes, Cochons, Moutons, Chat, Chien, Rat, Poule, et sans doute aussi une Souris spéciale du genre américain *Hesperomys*. La faune propre de Vertébrés, à part une Chauve-Souris et 70 Oiseaux dont 41 spéciaux, ne comprend que des Reptiles (Tortues terrestres, Lézards et Serpents) : les Tortues terrestres, de taille gigantesque comme celles des îles de la région malgache, vivaient en nombre énorme vers la fin du XVIIe siècle, et chaque île avait pour ainsi dire sa forme particulière ; mais actuellement elles ont en grande partie disparu ; il y a cinq Lézards, dont un Gecko spécial, et quatre Iguanides herbivores, parmi lesquels *Conolophus subcristatus* terrestre, et *Amblyrhynchus cristatus*. long d'un mètre environ et semi-marin. Les deux Serpents sont alliés à des formes de l'Amérique du Sud et l'un est sans doute d'origine chilienne. Il y a d'assez nombreux Insectes, surtout des Coléoptères de petite taille, et une vingtaine de Mollusques terrestres, dont un *Bulimulus* américain.

Cette faune primitive est alliée à celle du Mexique, de l'Amérique du Sud et surtout à celle des Antilles, et il est permis de croire, abstraction faite des introductions par l'Homme, qu'elle a été transportée dans les îles par des bois flottés qui abordent souvent sur la côte sud-est; alors que la région panamique était submergée, des courants passant par les Antilles pouvaient venir baigner les Galapagos, amenant avec eux des masses de végétaux capables d'héberger de petits Reptiles et autres animaux terrestres, et peut-être des œufs

de Tortues ; les courants actuels viennent de la côte du Pérou, et sont assez rapides et constants (120 km. par jour) pour amener en une semaine des objets flottés sur les plages des îles.

Sandwich. — Les îles Sandwich (archipel hawaïen) forment dans le centre du Pacifique un groupe d'îles volcaniques qui est actuellement à plus de 3.700 kilomètres de la côte la plus proche (Amérique du Nord), et qui sans doute n'a

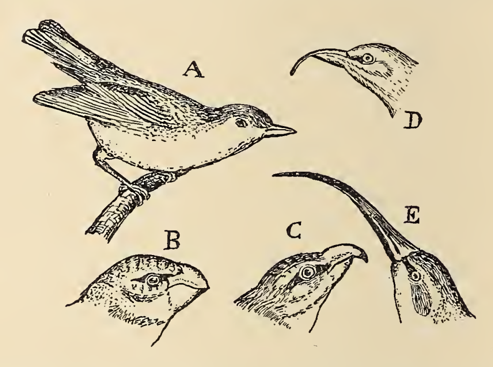


Fig. 88. — Différenciation des Drépanidés de l'archipel hawaïen : A, *Oreomystis Bairdi* (de Kauai), forme la plus primitive, à bec normal, se nourrissant d'Insectes sur les troncs d'arbres ; B, *Chloridops kona* (Hawaii), à bec épais, capable de casser des coques dures ; D, *Pseudonestor xanthophrys* (mange des larves de Coléoptères vivant dans le bois d'Acacia) ; D, *Heterorhynchus olivaceus* (Hawaii), insectivore ; E, *Hemignathus procerus* (Kauai), insectivore (d'après Jordan et Kellogg, *Evolution and animal life*, 1907).

jamais été en communication avec aucun continent. La faune propre ne renferme pas de Mammifères, comme on peut s'y attendre, mais sept Lézards dont un seul spécial (le Gecko *Hemiphyllodactylus leucostictus*), un Crapaud, des formes assez variées de Coléoptères de petite taille, peu prospères si l'on en juge par leur rareté, enfin un nombre considérable de Mollusques terrestres spéciaux, surtout des Achatinelles éminemment variables, dont nous avons déjà parlé à plusieurs reprises. Après une floraison incomparable de formes, beaucoup d'Achatinelles ont disparu du fait de la déforestation, et

les Rats et Mulots en détruisent des quantités considérables. Toute cette faune est sans doute parvenue aux Sandwich par des bois flottés, venant d'un continent ou d'îles actuellement disparues. La dissémination active a amené beaucoup d'Oiseaux migrateurs dans les îles, et plusieurs d'entre eux ont fourni des espèces spéciales, notamment les curieux Passereaux du groupe des Drépanidés, auxquels les rois hawaïens empruntaient leur riche parure de plumes; ils présentent des becs de forme singulièrement variée (fig. 88), qui correspondent à des différenciations de régime. La plupart des espèces sont cantonnées dans des îles déterminées, où elles se sont différenciées aux dépens d'une espèce primitive ubiquiste, provenant sans doute des forêts de l'Amérique centrale.

Kerguelen. — Le groupe des Kerguelen, à mi-chemin entre l'Australie et le cap de Bonne-Espérance, battu par de fréquentes tempêtes, a une faune propre, très analogue à celle des îles Crozet et Macdonald, qui sans aucun doute y est parvenue par introduction passive, surtout par l'intermédiaire de bois flottés : il n'y a pas de Mammifères terrestres autochtones (l'Homme a introduit le Lapin de garenne qui y abonde); parmi les Oiseaux, on peut citer des Pingouins sans ailes et un Canard de marais particulier (*Querquedula Eatoni*) qui se trouve aussi aux îles Crozet; puis un unique Mollusque terrestre (*Helix Hookeri*) voisin d'une forme du Cap, et un Lombric du genre *Acanthodrilus* abondant dans la terre; deux Araignées (*Myro kerguelenensis* et *Pœcilophycis*), et un certain nombre d'Insectes très curieux : sous les pierres, des Collemboles (*Isotoma Börneri*, *Tullbergia antarctica*, *Cryptopygus reagens*) et des Coléoptères sans ailes, mais à élytres (*Ectemnorhinus viridis*, *Phytosus atriceps*, *Cannonopsis*), un Papillon à ailes raccourcies, incapable de vol (*Embryonopsis halticella*) (fig. 89, A), une Fourmi (*Camponotus Werthi*), et enfin trois Diptères à ailes réduites (*Ama-

lopteryx maritima, fig. 89, B) ou sans ailes (*Calycopteryx Moseleyi*, *Anatalanta aptera*; cette dernière espèce, qui ressemble à une Fourmi, vit sur les cadavres).

Iles madréporiques. — Les Bermudes forment un petit groupe d'îles basses, à 1.100 kilomètres de la côte Est de la Caroline du nord, qui sont sans aucun doute d'origine purement madréporique. La faune est peu originale : naturellement elle ne renferme ni Mammifères, ni Serpents, ni Grenouilles, mais elle compte de nombreux Oiseaux de passage nord-américains et quelques résidents, un unique Lézard, spécial (?) mais allié à des Lézards du sud-est des États-Unis, des Insectes et des Araignées assez variés, une vingtaine de Gastropodes terrestres dont beaucoup sont apparentés à des formes antiliennes, et parmi lesquels un seul genre est spécial aux Bermudes (*Poecilozonites*).

Le groupe des îles Marshall (atolls du Pacifique, très plats, entre les Carolines et le groupe Gilbert), formé de 34 îles, a une faune de 80 espèces environ, toutes introduites par l'Homme, volontairement ou non ; les Insectes à ailes, comme par exemple les Papillons, appartiennent à des espèces capables de résister aux vents en s'accrochant solidement, mais aucune n'est désailée.

LES PARTICULARITÉS DES FAUNES INSULAIRES

Les faunes insulaires posent un certain nombre de problèmes intéressants : 1° le grand nombre des espèces propres, question sur laquelle nous reviendrons en parlant des effets de l'isolement (page 378) ; 2° la présence de Mammifères nains; 3° la fréquence d'Oiseaux et d'Insectes ayant perdu la faculté de voler.

Mammifères nains des îles. — Alors que sur les continents, il peut y avoir un mélange de Mammifères de grande taille et d'espèces petites, ceux des îles sont habituellement de la seconde catégorie, comme les Ours et le *Cervus sica* du Japon,

le *Cervus corsicanus* de Corse et Sardaigne, les Hippopotames et les Éléphants nains des îles méditerranéennes (aujourd'hui disparus), le petit *Hippopotamus Grandidieri* de Madagascar, etc. ; il en est parfois de même pour les animaux domestiques, comme les Poneys des Shetland, des Falkland, de l'Islande, de Java, de l'île Gomère (Canaries), et le Zébu nain de Ceylan.

On a souvent cherché à établir un rapport entre la petite taille des Mammifères et les dimensions restreintes des îles qui auraient exercé une action dégénérative sur leur population, mais ce n'est assurément pas exact d'une façon générale. S'il y a eu des Éléphants nains, dont quelques-uns ne dépassaient pas la taille d'un Poney, dans les petites îles méditerranéennes (Chypre, Malte, Sardaigne), il y en a eu aussi en Italie, en Grèce, à Gibraltar et dans une grande île comme la Sicile; il est probable que le peuplement de ces îles s'est effectué par des formes primitives de l'*Elephas antiquus*, à l'époque où ce phylum était de petite taille, condition favorable aux migrations; ces formes ont été isolées dans les îles et ont pu s'y conserver, alors que sur le continent elles cédaient la place à des mutations de plus grande taille.

On comprend aussi, sans qu'il soit nécessaire de toujours invoquer une influence dégénérative, que seules les races de petite taille ont pu parvenir et prospérer dans les îles, dont le climat particulier, les ressources nutritives moindres conviennent moins bien aux formes maximales des espèces; c'est pour la même raison qu'aux limites des aires géographiques des animaux domestiques, les races sont le plus souvent petites, depuis le Cheval cochinchinois ou l'Ane des Indes anglaises jusqu'aux Chevaux de Laponie.

C'est seulement lorsque l'île est extrêmement petite, comme par exemple Mexiana (petite île longue de 55 kilomètres dans l'estuaire de l'Amazone), qu'il peut y avoir une réelle régression des espèces, due surtout à la consanguinité étroite et prolongée : Mexiana ne renferme pas moins de 14 espèces de

gros Mammifères (Singes, *Felis onca*, Tapir, le Cervidé *Coassus*, Édentés et Sarigue, etc)., qui se différencient constamment des mêmes espèces des rivages voisins par leur plus faible taille, et qui présentent souvent des anomalies osseuses.

Insectes à ailes atrophiées. — Il semble que les îles possèdent, avec une fréquence inaccoutumée, des Insectes à ailes atrophiées ou nulles : Darwin rapporte d'après Wollaston (*Origine des espèces*, p. 153) que sur 550 espèces de Coléoptères habitant Madère, il y en a 200 dont les ailes sont trop imparfaites pour qu'ils puissent voler, et que sur 29 genres indigènes, pas moins de 23 ont leurs espèces dans cet état. Nous avons indiqué plus haut la curieuse population entomologique de Kerguelen, entièrement désailée, et nous pouvons ajouter à cette liste un Diptère Ephydride (*Scatophila curtipennis*), trouvé sur des fleurs dans l'île des États, en Argentine, qui a, comme l'indique son nom, des ailes raccourcies.

Mais, à vrai dire, ce n'est pas là une caractéristique proprement insulaire; c'est bien plutôt une caractéristique de la faune entomologique des rivages de mer, et c'est parce que les îles ont été nécessairement peuplées par des espèces des rivages les plus voisins qu'elles renferment tant d'Insectes sans ailes : en effet, le plus grand nombre des Coléoptères vivant sur nos côtes, dans le sable, sous les pierres ou les fucus rejetés, sont des formes sans ailes. De même, un trait fréquent des Mouches marines est leur petite taille et la réduction ou l'atrophie totale de leurs ailes; si *Cœlopa frigida* vole en nombre immense à la surface des fucus pourrissant, *Chersodromia arenaria* a des ailes courtes de peu de service au vol; *Psamathiomya pectinata* du sud de la France a des ailes très rétrécies à nervures atrophiées, de même que *Eretmoptera Browni* de Californie; enfin, les derniers Diptères de la région antarctique, *Belgica antarctica* (fig. 89, C) (île Harry du détroit de Gerlache), et *Jacobsiella magellanica* (Terre de feu), ont aussi des ailes tout à fait rudimentaires.

Chez les *Clunio* de nos côtes, les ailes ont totalement disparu chez les femelles, tandis qu'elles sont convenablement développées chez les mâles.

Nous tenterons plus loin (p. 443) de donner une explication

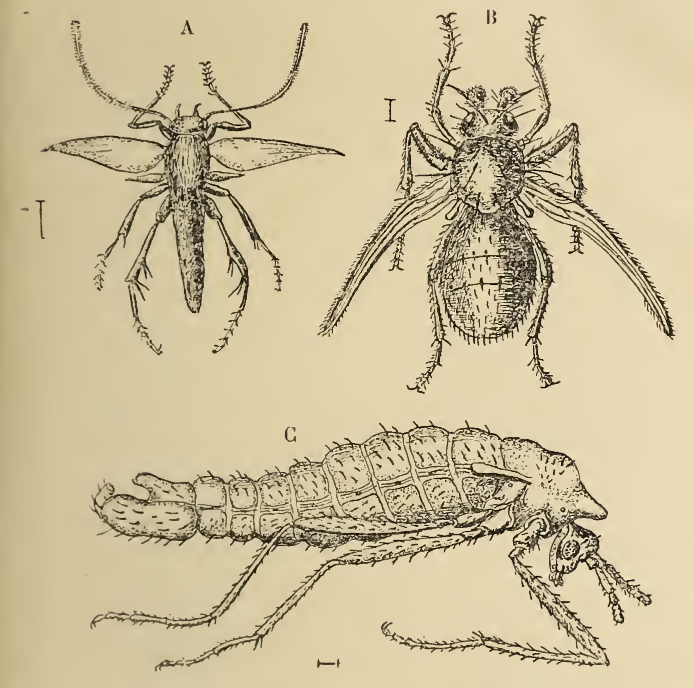


Fig. 89. — Insectes désailés des îles australes : A, *Embryonopsis halticella*, Papillon à ailes réduites des îles Kerguelen ; B, *Amalopteryx maritima*, Diptère à ailes rétrécies des îles Kerguelen (d'après Enderlein, *Voyage de la Valdivia*).
C, ♂ de *Belgica antarctica*, Diptère à ailes rudimentaires (île Harry dans le détroit de Gerlache) (d'après Rübsaamen, *Voyage de la Belgica, Insectes*, 1906).

de la fréquence des Insectes désailés au bord de la mer et des Oiseaux incapables de vol dans les îles.

LE DOMAINE SOUTERRAIN

Le domaine souterrain comprend les galeries creusées dans le sol par les animaux endogés, les fissures de la terre, les

cavernes grandes ou petites, les galeries de mines; c'est un milieu humide, à température peu variable, où règne l'obscurité, absolue dans les parties profondes. Sa partie aquatique comprend les nappes d'eau souterraines, les conduites d'eau de ville, le fond des grands lacs.

Animaux endogés. — Les animaux endogés, qui se relient par toutes sortes de passages à la faune épigée, sont ceux qui passent dans la terre tout ou partie de leur existence, enfoncés plus ou moins profondément; fortement lucifuges, ils ne sortent de leurs galeries, quand ils en sortent, que la nuit.

Ils comprennent un grand nombre de petits Mammifères fouisseurs, qui ont comme caractères communs une forme de corps arrondie et allongée, sans saillies, avec un pelage particulièrement lisse, des pattes courtes et robustes, une queue courte ou nulle, des oreilles externes à peine visibles ou tout à fait manquantes et enfin des yeux très petits ou en voie de régression; les pattes antérieures, fortement musclées, sont terminées par de fortes griffes qui sont leurs outils de mine; en résumé, ils ont d'une façon frappante un facies de Taupe. Ce sont des Insectivores, comme la Taupe d'Europe, les *Condylura, Scalops* et *Parascalops* de l'Amérique du Nord, et les *Chrysochloris* d'Afrique; des Rongeurs comme le *Spalax*, qui vit de l'est de l'Europe à l'Égypte, les Bathyergides d'Afrique, le *Geomys* de l'Amérique du Nord, les *Ctenomys* et *Spalacopus* de l'Amérique du Sud, et enfin un Marsupial australien, le *Notoryctes typhlops*, qui a les yeux les plus dégénérés de la série, bien qu'il ait des mœurs moins endogées que celles de notre Taupe.

Les Lézards, Serpents et Batraciens ont chacun des représentants endogés : très allongés et régulièrement cylindriques, ce qui leur donne curieusement l'aspect de Vers de terre, à peau dure, sans membres (sauf les deux antérieurs chez *Chirotes*), avec des yeux très petits, ou cachés sous la peau, ou complètement régressés : ce sont des Sauriens Amphisbœ-

niens, les Serpents du groupe des Typhlops et les Batraciens du groupe des Cécilies, qui habitent généralement les régions chaudes du globe.

Les Arthropodes fournissent aussi un nombreux contingent, d'abord de nombreuses larves d'Insectes (Cigale, Cétoine, Hanneton, Élatérides, certaines Tipules, chenille d'*Agrotis segetum* ou Ver gris) qui sont parfois aveugles, des Staphylins à petits yeux du genre *Quedius*, qui vivent exclusivement dans les terriers des Hamsters et des Taupes, puis la Courtilière (*Gryllotalpa*) aux yeux très petits et aux pattes fouisseuses comme celles de la Taupe. Certaines espèces de Fourmis et de Termites, qui ne peuvent supporter la lumière du jour, seraient à ranger dans cette catégorie.

Deux Chilopodes aveugles, le *Cryptops* et le Géophile, et un Diplopode également sans trace d'yeux, le *Blaniulus guttulatus*, mènent la vie endogée. Tous ces Arthropodes sont blancs ou faiblement colorés en fauve ou en brun plus ou moins foncé.

Parmi les Mollusques, on peut citer les Testacelles, aux yeux normaux, qui s'enfoncent jusqu'à un mètre de profondeur à la recherche des Lombrics, et parmi les Planaires, *Geoplana subterranea* du Brésil, sans yeux ni pigment, qui vit dans les galeries des Vers de terre dont elle fait sa nourriture.

La faune endogée marine est moins bien définie que la terrestre, en raison des transitions qui l'unissent aux nombreux animaux qui s'enfouissent superficiellement dans le sable : on peut cependant citer deux Crustacés décapodes à petits yeux, les Gébies et les Callianasses, un Ophiure (*Ophiocnida brachiata*), l'*Echinocardium cordatum*, et beaucoup d'animaux à facies de Vers, les Sipunculiens, les Synaptes, de nombreux Annélides et Némertes. Ces animaux endogés peuvent être plus ou moins colorés, mais leurs teintes sont toujours plus pâles que celles de leurs congénères épiges.

CAVERNES, FISSURES DU SOL, EAUX SOUTERRAINES

Les conditions physiques des parties profondes sont l'obscurité absolue, une température constante égale à la température moyenne annuelle du lieu (et qui par suite peut être assez basse), la forte humidité de l'air des cavernes, ce qui permet à beaucoup d'animaux aquatiques de sortir de l'eau pour aller chercher leur nourriture; cette saturation est une condition essentielle de la vie souterraine, car les grottes sèches sont inhabitées. Les êtres qui habitent le domaine souterrain sont carnivores, ou se nourrissent de cadavres, de détritus en décomposition, du guano des Chauves-Souris et de Champignons.

La faune cavernicole très variée peut être répartie approximativement en *troglophiles*[1], qui habitent surtout les régions superficielles des grottes, et peuvent être aussi rencontrés à l'extérieur, et en *troglobies,* qui ont pour habitat exclusif le domaine souterrain et surtout ses parties profondes.

Faune des cavernes et eaux souterraines. — Certaines espèces de Chauves-Souris habitent constamment les grottes, été comme hiver, et s'y reproduisent, mais les besoins alimentaires les forcent à mener la vie épigée, le soir venu. Il y a aussi quelques Souris troglophiles, le *Neotoma* de la grotte de Mammoth, tout à fait normal, et *Peromyscus,* dont les exemplaires qui vivent dans les grottes de l'Indiana ont, paraît-il, les yeux plus saillants, les oreilles plus grandes, les moustaches plus longues que ceux des individus épigés.

Les Urodèles comptent deux Pérennibranches, le Protée des grottes de Carniole et de Dalmatie, et *Typhlomolge Rathbuni* du Texas (fig. 90, B), l'un et l'autre aveugles; et trois Salamandres, *Typhlotriton spelæus* (Missouri), dont les yeux sont en voie de dégénérescence, *Spelerpes Stejnegeri* (Missouri)

1. De Τρώγλη, caverne.

et *maculicauda* (fig. 90, A) (vallée de l'Ohio) qui ont des yeux

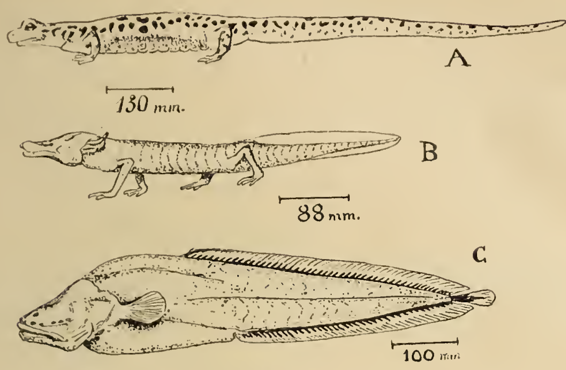


Fig. 90. — A, *Spelerpes maculicauda* (cavernes de l'Indiana, Kentucky et Missouri) ; B, *Typhlomolge Rathbuni* (eaux souterraines du Texas) ; C, *Stygicola dentata* (cavernes de Cuba) (d'après Eigenmann, *Carnegie Inst. of Washington*, n° 104, 1909).

normaux et sont vivement colorés en jaune ou en rouge, par une exception assez rare chez les habitants des cavernes.

Les Poissons ont d'assez nombreux représentants cavernicoles : en Europe, des espèces lucifuges de *Chondrostomum* et *Paraphoxinus* à yeux apparents quoique petits, vivent dans les eaux souterraines de Bosnie et d'Herzégovine. Aux États-Unis, la petite famille des Amblyopsides (fig. 92) n'a qu'une forme épigée, le *Chologaster cornutus*, à petits yeux, qui vit dans des ruisseaux de plaine; les six ou sept autres espèces connues sont souterraines : *Chologaster Agassizi* et *papilliferus*

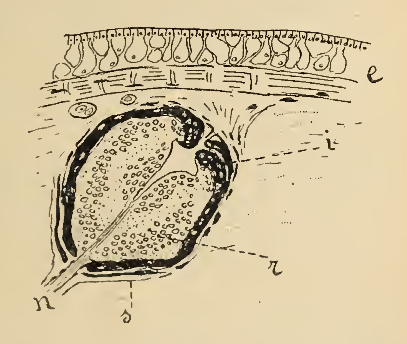


Fig. 91. — Exemple d'œil très régressé, sans cristallin ni cornée, mesurant environ 1/2 millimètre de diamètre (*Typhlomolge Rathbuni*) : *e*, épiderme et derme ; *i*, iris ; *n*, nerf optique ; *r*, rétine formée de deux zones de cellules, mais sans cônes ni bâtonnets *s*, sclérotique, choroïde et épithélium pigmentaire de la rétine (imité d'Eigenmann).

ont des téguments colorés et des yeux normaux, mais plus petits que ceux de *cornutus* ; dans les mêmes cavernes, les formes dérivées, *Typhlichthys*, *Troglichthys*, *Amblyopsis*, ont des téguments décolorés et sont parfaitement aveugles, leurs yeux étant à des degrés variés de dégénérescence. Parmi les Silurides, on ne peut citer avec certitude qu'un *Pimelodus* du

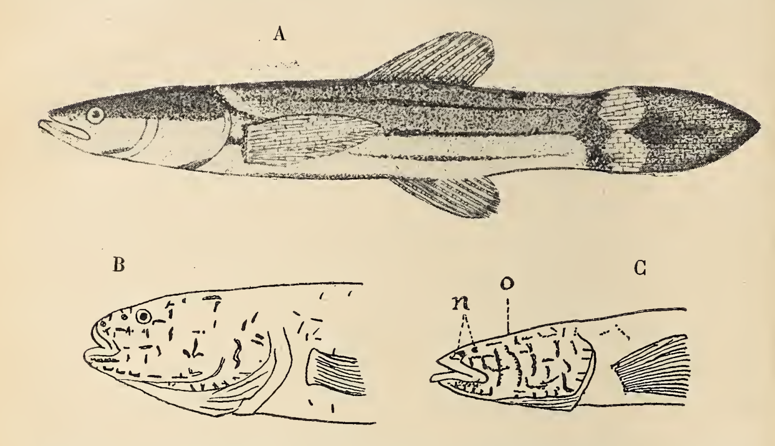


Fig. 92. — A, *Chologaster cornutus*, forme épigée de la famille des Amblyopsides (Etats-Unis) (d'après Jordan, *Guide to the study of Fishes*, New York, 1905).
B, tête de *Chologaster papilliferus*, source souterraine (Illinois) ; C, *Typhlichthys subterraneus*, cavernes du Kentucky et Mammoth Cave ; *n*, orifices du sac nasal ; *o*, place de l'œil, extrêmement petit et enfoncé dans les tissus. Dans les deux formes hypogées, les organes tactiles sont nombreux et apparents (d'après Eigenmann).

Brésil à yeux atrophiés; enfin les Zoarcidés *Stygicola* (fig. 90, C) et *Lucifuga*, aveugles, habitent des cavernes de Cuba à eau calcaro-magnésienne, qui sont à demi-éclairées et renferment aussi des Poissons oculés (*Girardinus metallicus*).

Les Insectes sont très nombreux et de beaucoup les mieux connus : ce sont surtout des Carabiques (*Trechus*) et des Silphides (*Bathyscia*) (fig. 93, B), puis des Staphylinides (*Quedius*), dont beaucoup sont des troglobies typiques, sans trace d'yeux, et tout à fait décolorés. De nombreux Diptères vivent dans les grottes à Chauves-Souris, mais ne se distinguent pas des formes épigées; on ne connaît qu'un Rhynchote caverni-

cole, qui est un Fulgoride du genre *Cixius*, peu coloré et à yeux rouges (grottes des Baléares). Il y a plusieurs Locustides (*Dolichopoda*), tous oculés, avec un développement considérable des antennes et des pattes, et deux Blattes très modifiées

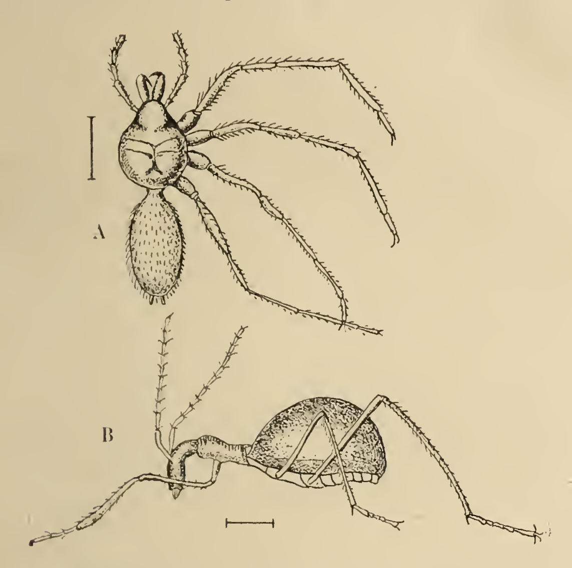


Fig. 93. — A, *Stalita tænaria*, Araignée aveugle (caverne d'Adelsberg) ; B. *Leptoderus Hohenwarti*, Silphide aveugle (caverne d'Adelsberg) (D'après Hamann, *Europäische Höhlenfauna*, 1896).

(*Nocticola* des Philippines); enfin les Thysanoures (*Japyx*, *Campodea*) et les Collemboles se trouvent dans presque toutes les grottes, mais, bien qu'aveugles et décolorés, ils diffèrent peu des formes lucifuges du domaine épigé.

Les groupes des Chilopodes et Diplopodes, tous lucifuges. fournissent un fort contingent à la faune des cavernes; il y a des *Lithobius*, dont les uns ont des yeux à peu près normaux, d'autres des yeux réduits ou nuls, des Polydesmides variés, le *Spelæoglomeris* aveugle.

Les Araignées, attirées par les Diptères, sont extrêmement nombreuses surtout à l'entrée des grottes, mais ne sont pas habituellement modifiées ; cependant quelques formes ont perdu les yeux diurnes, et d'autres (*Stalita*, etc.) sont aveugles,

décolorées, à membres très allongés (fig. 93, A). Les Opilionides sont également abondants, ainsi que les Pseudo-Scorpions, et comptent quelques formes aveugles. Parmi les Palpigrades (*Kænenia*), deux espèces (*K. spelæa* et *draco*) ont été trouvées dans les grottes; les autres vivent à l'air libre, sous les pierres.

Les Crustacés comptent de nombreux représentants adaptés à la vie souterraine, parmi lesquels il y a de vraies troglobies : les *Cambarus* (plusieurs espèces aveugles dans l'Amérique du Nord et une dans les grottes de Carniole et Bosnie), des Crevettes, *Troglocaris Schmidti* des grottes de Carniole, aveugle bien qu'elle possède encore les tiges oculaires, et des *Palæmonetes* (*Eigenmanni* de Cuba et *antrorum* des puits artésiens du Texas). Le seul cavernicole marin, *Munidopsis polymorpha*, presque aveugle, à coloration pâle, habite une grotte en communication avec la mer dans l'île Lanzarote (Canaries). — Il y a dans les eaux souterraines de nombreux Gammarides aveugles (*Typhlogammarus*, *Bathyonyx*, *Crangonyx*, etc.); les plus communs sont des *Niphargus* fréquents dans les puits (toute l'Europe); il y a aussi des Gammarides pourvus d'yeux normaux. — Les Isopodes aquatiques sont représentés par des Sphœromiens tous aveugles (*Monolistra* de Carniole, *Cæcosphœroma* du Jura), des Cirolanides également sans yeux (*Cirolanides*, etc., du bassin du Rhône, des Baléares, du Texas), et l'*Asellus cavaticus* incolore et aveugle, très répandu dans les nappes d'eau. Les Isopodes terrestres, essentiellement lucifuges et hydrophiles, passent en nombre dans les cavernes ; ce sont surtout des Trichoniscides aveugles (les formes épigées ont déjà des yeux extrêmement réduits), des *Cylisticus*, *Spelæoniscus*, etc. — On a signalé en Carniole des Ostracodes troglobies (*Cypris pellucida* et *Typhlocypris Schmeili*). — Il y a aussi dans les eaux souterraines de nombreux *Cyclops* et des Cladocères, d'espèces épigées, généralement incolores, mais à yeux intacts, le pigment oculaire seul étant parfois plus ou moins réduit; cependant divers

Cyclops troglobies sont aveugles (*C. teras* de Suisse). On a trouvé dans une grotte de Crimée un *Canthocamptus subterraneus* qui vit, non dans l'eau, mais sur le guano humide.

Les Gastropodes comptent de nombreuses espèces troglophiles non modifiées, et des troglobies (quarante espèces de *Zoospeum* aveugles, *Patula* aveugle, *Spelæoconcha* de Dalmatie). La *Bithynella* des eaux souterraines a des yeux noirs bien développés. — Un certain nombre de Turbellariés aveugles et blancs paraissent spéciaux aux eaux souterraines (*Planaria cavatica*, *Mrazeki* et *infernalis*, mais ils sont souvent accompagnés de formes épigées colorées. — Il y a certainement des Oligochètes spéciaux, qu'on ne trouve pas dans les eaux de surface (*Haplotaxis gordioides* répandu dans les puits en est le type; aussi *Æolosoma tenebrarum*, *Trichodrilus pragensis*, *Lumbricillus subterraneus*).

Enfin, des Protozoaires libres et commensaux, des Rotifères, des Nématodes peu connus complètent la longue liste des habitants du domaine souterrain.

Les caractéristiques des cavernicoles. — Beaucoup de cavernicoles terrestres sont extrêmement petits et plutôt allongés, ce qui est peut-être en rapport avec le mode d'arrivée de ces animaux dans le domaine souterrain; si eux-mêmes ou leurs ancêtres ont gagné celui-ci par les fentes étroites de la terre, on comprend que les animaux d'une certaine taille ont été arrêtés au passage; ceux à formes arrondies et gonflées (Arachnides) ont pénétré sans doute par les grands orifices d'entrée, où se trouvent encore beaucoup de leurs congénères. Les cavernicoles aquatiques peuvent être relativement grands, comme le Protée par exemple.

Un caractère très général est la dépigmentation, c'est-à-dire l'absence des pigments figurés, les Insectes pouvant du reste être plus ou moins fauves par suite de la couleur propre de leur revêtement chitineux, comme les Arthropodes endogés.

Il y a souvent des appendices très allongés (antennes et

pattes) remarquablement fragiles, et un grand développement des organes tactiles, aussi bien chez les Poissons et Chauves-Souris que chez les Insectes et Crustacés; c'est une adaptation nécessaire à la vie dans l'obscurité. Les organes visuels, chez les endogés comme chez les cavernicoles, sont ou petits, ou à divers états de régression (fig. 91), ou tout à fait annulés, si bien qu'un nombre considérable de ces animaux sont aveugles (*Proteus*, *Niphargus*, *Asellus*, etc.), mais il y a tant de faits contradictoires que l'explication de cette atrophie de l'appareil optique est extraordinairement difficile à donner : chez certains Coléoptères, les *Machœrites subterraneus* et *Mariæ*, les mâles ont des yeux passablement gros, tandis que les femelles ont des yeux extrêmement réduits ou nuls; parfois, dans une même grotte, les divers individus d'une même espèce présentent plusieurs états d'atrophie optique, suivant qu'on les trouve plus ou moins loin de l'entrée : Racovitza rapporte pour l'Isopode *Trichoniscus Gachassini* (Algérie), qu'il a trouvé dans une grotte un mélange d'individus incolores à yeux dégénérés avec restes de pigment et de cornéules (36 exemplaires) et d'individus ne montrant pas trace d'appareil visuel (21 exemplaires); de plus, mêlés à ceux-ci, mais près de l'entrée, deux femelles avec des yeux petits, mais bien conformés, à pigment noir, et le dos vivement coloré par des chromatophores rouges. Des faits analogues sont connus pour *Machœrites Mariæ*. Ajoutons que chez les grandes espèces dont on connaît le développement (*Proteus, Typhlotriton, Amblyopsis spelæus*, *Stygicola, Cambarus*, *Troglocaris*), les jeunes ont un appareil optique moins dégradé que celui des adultes.

Les mœurs des cavernicoles fournissent également des caractéristiques intéressantes : les terrestres sont avant tout hygrophiles, et c'est l'humidité permanente des grottes bien plus que l'obscurité qui y a attiré leurs ancêtres ; aussi meurent-ils très vite lorsqu'ils sont exposés à l'air sec. Ils se tiennent de préférence dans les fentes ou sous les pierres, ce qui au pre-

mier abord paraît bizarre dans un milieu obscur et humide, mais s'explique facilement par la persistance des habitudes de leurs parents épigés.

Les aquatiques sont assez sténothermes, et ne vivent bien que dans l'eau à basse température ; aussi, comme nous le verrons plus loin, on peut penser que beaucoup d'entre eux sont des reliquats glaciaires qui ont gagné le domaine souterrain parce qu'ils y trouvaient de l'eau froide.

Leurs réactions vis-à-vis de la lumière sont curieuses ; assurément ils sont fortement lucifuges, mais beaucoup d'entre eux, placés dans un aquarium en lumière diffuse, paraissent s'y trouver bien et ne recherchent pas les endroits les plus obscurs (*Niphargus*, *Asellus*, *Typhlomolge*) ; aussi, il n'est pas étonnant qu'on trouve parfois des *Niphargus*, des Vitrelles et des Planaires aveugles, espèces souterraines, dans les bassins *éclairés* des sources d'eaux froides de montagnes, et que *Niphargus*, tout au moins, s'y multiplie sexuellement.

Bibliographie très étendue et série de travaux de premier ordre sur les animaux cavernicoles, dans Racovitza et collaborateurs, Biospeologica (*Arch. Zool. exp.*, 4e sér., 6, 7, 8 et 9 à partir de 1907 ; 5e sér., 1, 2 et 4). — Eigenmann, Cave Vertebrates of America (*Carnegie Inst. of Washington*, publ. n° 104, 1909). — Kohl, Rudimentäre Wirbelthieraugen (*Bibl. Zoologica*, 13, 1892 et 14, 1893-1895).

GALERIES DE MINES

Si je consacre un paragraphe spécial aux galeries de mines, ce n'est pas que leurs conditions physiques diffèrent de celles des grottes, mais parce qu'elles réalisent une expérience naturelle, surtout lorsqu'elles sont abandonnées depuis un certain temps, ce qui permet d'affirmer que les animaux qui y vivent ne sont pas d'immigration tout à fait récente. J'ai exploré à Nancy une petite galerie étroite, longue de 110 mètres, creusée pour rechercher de l'eau et recouverte d'une épaisseur de 2 à 15 mètres de terre, et des galeries de mine de fer, profondes de 3 kilomètres environ, perforées

dans une colline de 50 mètres de haut, et abandonnées depuis une dizaine d'années. Les parois de ces galeries étaient revêtues de boisages en décomposition, portant des Champignons, et sur le sol circulait de l'eau de filtration; la faune, peu différente dans les deux cas, avait été évidemment apportée par les madriers de boisage et autres matériaux, ou avait pénétré par l'orifice d'entrée; à peu de choses près, c'était la faune d'une cave humide. Il n'est pas douteux que les espèces, souvent nombreuses en individus, étaient établies et se multipliaient depuis plusieurs années dans ces galeries, et cependant elles ne présentaient aucune espèce de modification par rapport aux individus du monde extérieur.

La faune comprenait des Collemboles, des Diptères variés (surtout près de l'entrée), un Coléoptère (*Quedius mesomelinus*, espèce d'Europe et d'Amérique, fréquente dans les grottes et aussi au dehors sous des débris végétaux), divers Diplopodes de teinte très claire (*Polydesmus complanatus*, *Orthochordeuma*, *Blaniulus guttulatus*), un Chilopode (*Lithobius forficatus*), des Araignées d'espèces lucifuges, communes dans les lieux obscurs, des Isopodes terrestres (*Oniscus*, *Cylisticus, Trichoniscus roseus*), un Amphipode aquatique aveugle provenant de la nappe d'eau souterraine (*Niphargus*), et enfin des Mollusques lucifuges (Limaces, *Helix rotundata*, *Hyalinia cellaria*). On peut noter que le *Polydesmus complanatus*, espèce détriticole, et le *Blaniulus guttulatus*, qui vit dans la terre des jardins, sont aveugles et peu pigmentés, et que le *Trichoniscus roseus*, souvent signalé dans la faune authentique des grottes, a un ocelle seulement de chaque côté, et le corps tout blanc comme celui d'un cavernicole.

On saisit là sur le vif le mode de peuplement du domaine souterrain par des formes de l'extérieur, mais à goûts obscuricoles, aptes à vivre dans le nouveau milieu, et présentant souvent, avant d'y entrer, les caractéristiques des troglobies.

Dans des mines profondes, chaudes par conséquent, on trouve parfois des Souris, au voisinage des écuries (houil-

lères), tout à fait semblables à celles de la surface, et le Grillon domestique (le Creusot, 400 mètres de profondeur); par sa teinte fauve, l'allongement de ses antennes et la réduction de ses yeux, ce dernier a des caractères de troglophile, mais sa sensibilité au froid l'empêche de quitter les habitations humaines.

CONDUITES D'EAU

Les conduites d'eau de ville, quand elles sont puisées sans galerie filtrante, hébergent au bout de quelques années une faune assez riche, qui s'accommode fort bien de ce milieu spécial, d'une obscurité absolue, à eau fortement courante, et à changements de température beaucoup moins accentués que ceux du milieu extérieur. En première ligne, il se fixe, sur la paroi des tuyaux, des animaux qui forment des colonies très étendues, dans les interstices desquelles s'arrête la vase; là s'abritent des animaux libres, qui peuvent ainsi résister aux courants. Les animaux fixés sont : la *Dreissensia polymorpha*, Mollusque pourvu d'un robuste byssus, souvent assez abondant pour avoir produit l'obstruction de conduites; divers Bryozaires, l'Hydraire *Cordylophora lacustris*, et des Éponges fluviatiles; les animaux non fixés sont des Infusoires, des Gastropodes variés, des Oligochètes, de petits Crustacés (*Cyclops*, *Cypris*, Cladocères, *Gammarus*, *Asellus*), des larves d'Insectes, etc.; voire même des Poissons, comme les *Gasterosteus*, l'Anguille, la Lote et le Flet (*Pleuronectes flesus*), signalés par Kraepelin dans la distribution d'eau de Hambourg, puisée dans l'Elbe. Quand la canalisation capte des eaux de sources (Lille, Nancy, Prague), il s'adjoint à la faune d'origine superficielle un nombre plus ou moins grand d'espèces caractéristiques des eaux souterraines, Turbellariés (*Mesostoma Hallezianum*), *Asellus cavaticus*, *Niphargus*, l'Oligochète *Haplotaxis*, etc., tous blancs et aveugles.

Les conduites d'eau réalisent, comme les mines, une expérience naturelle sur l'action de l'obscurité; il est certain que

la majeure partie de leurs habitants, dérivés de la faune superficielle, sont là depuis très longtemps et que beaucoup s'y reproduisent ; or, les modifications constatées sont somme toute assez minimes ; les Mollusques sont souvent un peu plus petits que leurs congénères de la surface ; leur coloration est plus claire, et ils ont, paraît-il, une légère tendance à l'allongement ; il y a fréquemment chez les Crustacés une décoloration manifeste des téguments ; mais les yeux sont toujours conservés et en apparence normaux, aussi bien chez les Mollusques (*Bithynella*), Rotifères et Turbellariés, que chez les Crustacés et les Poissons.

Bibliographie : De Vries, Die Pflanzen und Tiere in den dunklen Raumen der Rotterdamer Wasserleitung (*Ber. über die biol. Untersuch. der Crenothrix-Kommission zu Rotterd. von Jahre* 1887, paru en 1890). — Kraepelin, Die Fauna der Hamburger Wasserleitung (*Abhandl. a. d. Gebiète des Naturw., Naturw. Verein Hamburg*, 9, 1886). — Locard, Malacologie des conduites d'eau de la ville de Paris (*Mém. Acad. Sc. Bell.-Lett. et Arts de Lyon*, 3e sér., 2, 1893, 341). — Moniez, Faune des eaux souterraines du département du Nord et en particulier de la ville de Lille (*Revue biol. Nord France*, 1, 1888, 82).

Origine de la faune cavernicole. — Assurément, les cavernicoles dérivent d'animaux épigés, lucifuges, vivant à l'air libre sous des pierres ou des feuilles mortes, qui sont entrés *volontairement* dans les cavernes, soit par les fentes du sol, soit par la grande entrée, guidés par leurs sensibilités différentielles vis-à-vis de la lumière, de l'humidité et de la température. On peut, en effet, indiquer pour chaque groupe troglobie les proches parents du dehors, sauf pour ceux dont l'immigration est très ancienne, comme le Protée et le *Cambarus* de Carniole dont les alliés épigés, autrefois à vaste répartition géographique, ont totalement disparu de l'Europe et ne se retrouvent qu'aux États-Unis, et les Sphœromiens cavernicoles, qui dérivent sans doute de Sphœromiens d'eau douce dont il n'existe plus de représentants ; pour ceux-là les cavernes ont joué le rôle d'une Réserve. Plus récemment, elles ont abrité

des reliquats de l'époque glaciaire qui n'ont trouvé de l'eau froide qu'à l'intérieur de la terre; aussi en Europe, dans l'Amérique du Nord et le nord de l'Afrique, la population troglobie est-elle liée aux grandes chaînes montagneuses et souvent apparentée à la faune des neiges.

Sans aucun doute, les familles et les genres, à peu près les mêmes dans les diverses parties du globe, qui ont donné la faune des cavernes, étaient prédisposés à la vie souterraine par leur structure et leur physiologie, puisque c'étaient déjà des animaux d'eau froide ou de lieux humides et obscurs, mais la question difficile est de savoir jusqu'à quel point ils en offraient les caractéristiques, notamment la cécité et la décoloration. On trouve actuellement, en dehors des cavernes et de la faune endogée, un nombre respectable de formes qui ont précisément ces caractères, et dont la plupart sont étroitement alliées aux troglobies : il existe sur la côte de la Californie méridionale un Poisson (fig. 94), le *Typhlogobius californensis*, mesurant au maximum 7 centimètres de long, qui est aveugle, les yeux très petits étant recouverts par la peau (les yeux ne sont fonctionnels que chez les jeunes) ; il est d'un rose clair uniforme comme un Protée (couleur du sang vue par transparence), sans écailles, la peau riche en origines tactiles, c'est-à-dire qu'il a les caractères du troglobie le plus typique ; or, ce Poisson vit sur la côte, entre les limites des marées, dans les trous creusés par des Crevettes dans le sable, ou dans des fentes de rochers, exactement comme beaucoup d'autres Poissons munis d'yeux. Il y a des Coléoptères aveugles sous les écorces (*Ptilidium*), sous les feuilles mortes et les pierres au bord des eaux (*Bathyscia*, *Trechus*), dans les fourmilières (*Claviger*), des Collemboles aveugles (*Tetrodontophora bielanensis* sous les feuilles mortes), un Scorpion aveugle (*Belisarius Xambeui*) vivant sous les pierres dans un point des Pyrénées-Orientales, une Crevette aveugle (*Typhlocaris galilea* dans un petit marais du lac de Genezareth (Colman la regarde, mais sans preuves, comme pro-

venant d'eaux souterraines), un Isopode aveugle et tout blanc dans les fourmilières (*Platyarthrus Hoffmanseggi*), des Copépodes Harpactides aveugles dans les mousses, à la surface de la mer, dans l'eau saumâtre et l'eau douce (*Bradya*, *Viguierella*), des Turbellariés oculés. mais tout blancs comme ceux des cavernes (*Dendrocœlum lacteum* des ruisseaux) et d'autres aveugles (*Microstoma gigantea* des fossés de Lille), etc. Ces

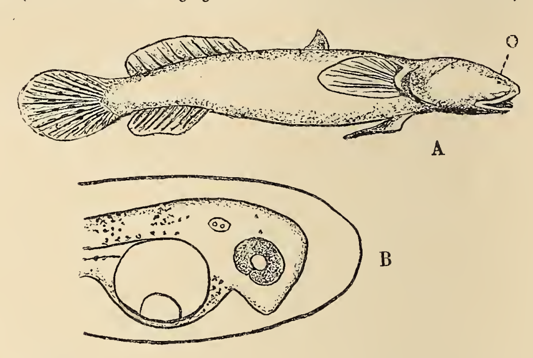


Fig. 94. — *Typhlogobius californensis* (côte de Californie) : A, individu adulte ; *o*, œil à peine visible, caché sous la peau.
B, tête d'un embryon de *Typhlogobius*, encore renfermé dans la coque, montrant des yeux bien développés (adapté d'Eigenmann).

animaux qui, en somme, n'ont jamais mené la vie souterraine, et qui vivent en compagnie immédiate d'êtres oculés, ont cependant des caractères de troglobies

On peut se demander si, de tout temps, ce ne sont pas des animaux présentant préalablement de telles régressions qui ont peuplé le domaine souterrain, de sorte qu'il n'y aurait pas, malgré les apparences, de relation causale entre l'obscurité des cavernes et les caractères de décoloration et de cécité de leurs habitants. C'est certainement vrai pour beaucoup d'entre eux ; pour d'autres, il est possible que leurs ancêtres présentaient, lors de leur entrée, simplement un début de régression de l'appareil visuel, par exemple de très petits yeux, et que le processus régressif a continué jusqu'à l'état actuel ; nous aurons plus tard à rechercher comment et pour quelles causes s'est produite cette orthogénèse. Les espèces

telles que *Trichoniscus Gachassini* qui présentent dans une même caverne un mélange d'individus oculés, d'individus à yeux régressés et enfin d'exemplaires tout à fait dépourvus d'organes visuels, semblent bien être en mutation oscillante, et il est facile de comprendre, sans recourir à l'hypothèse d'une influence directe de l'obscurité plus ou moins intense, pourquoi les individus oculés restent près de l'entrée; ils doivent simplement être moins lucifuges que les aveugles, et un triage automatique les sépare rapidement de ces derniers.

COMMENSAUX ET PARASITES

Le dernier milieu à considérer est le corps même des êtres vivants, à l'extérieur ou à l'intérieur ; il est occupé par de très nombreux *parasites* et *commensaux*. Le commensal est un animal qui vit sur le corps ou dans le corps d'un animal-hôte, auquel il demande soit une surface de fixation, soit un abri protecteur, et parfois aussi le superflu de ses aliments : par exemple, l'Annélide *Hermadion assimile* qui rampe sur le test de l'*Echinus esculentus*, le Crabe *Pinnotheres* logé dans la cavité palléale de *Cardium* et *Mytilus*, le Poisson *Fierasfer* caché dans les organes arborescents des Holothuries, l'Actinie *Sagartia Rondeleti* fixée sur la coquille habitée par *Eupagurus Bernhardus*, etc.

Le commensalisme conduit à la *symbiose*, quand les deux associés se rendent des services mutuels, si importants qu'ils finissent par ne plus pouvoir se passer l'un de l'autre : par exemple le *Pagurus arrosor* et l'Éponge *Suberites domuncula*, l'*Eupagurus Prideauxi* et l'Actinie *Adamsia palliata;* la coquille des Pagures fournit une surface de fixation à l'Éponge ou à l'Actinie, qui se nourrissent des débris des repas de leur associé ; en revanche, l'une et l'autre, par leur croissance continue, prolongent l'abri de la coquille (fig. 95) et protègent les Pagures contre toute attaque.

Le commensalisme peut conduire aussi au parasitisme, lorsque le commensal emprunte directement sa nourriture à

un hôte qu'il ne tue pas, au moins immédiatement, comme la Pontobdelle des Raies et le Branchellion des Torpilles, l'Argule des Poissons, les Insectes gallicoles, les Hyménoptères qui pondent dans le corps des chenilles, etc. Le parasite parfait est vraiment inséparable du corps de l'hôte, comme la Sacculine (fig. 29), les Sporozoaires, les Ténias, la Trichine, les bactéries pathogènes. Le parasite et l'hôte redeviennent symbiotes quand il s'établit entre eux un équilibre tel qu'ils



Fig. 95. — Coquilles de Gastropodes (*Natica* et *Fusus*) habitées par des *Eupagurus Bernhardus* et recouvertes de l'Hydraire symbiote *Hydractinia echinata*, qui complète et prolonge l'orifice de la coquille, de sorte que l'abri croît en même temps que le Pagure (Atlantique) : *a*, limite de la coquille et de la partie cornée sécrétée par l'Hydraire.

ne peuvent vivre l'un sans l'autre : par exemple les Zoochlorelles qui vivent dans les tissus de *Convoluta roscoffensis* et *Hydra viridis*, les Infusoires de la panse des Ruminants, les Colibacilles de l'intestin des Mammifères et des Oiseaux, le *Bacillus Cuenoti* des cellules du corps adipeux des Blattes, etc.

Toutes ces catégories mal définies passent de l'une à l'autre par les intermédiaires les mieux ménagés, si bien qu'il ne faut pas songer à une précision de définition qui n'est pas dans la Nature. On peut imaginer toutes sortes de classifications qui ont le même défaut : *paracommensaux*, qui vivent non pas sur un animal, mais à côté de lui (l'Annélide *Nereilepas fucata* dans la coquille habitée par un Pagure), *synœkes* qui demandent à l'hôte seulement un abri et se nourrissent indé-

pendamment de lui (Vers et Annélides dans Madrépores), commensaux et parasites externes (épizoaires), commensaux et parasites internes (entozoaires), commensaux et parasites temporaires, mutualistes comme certains Oiseaux qui débarrassent les Bovidés, Rhinocéros, Crocodiles, des larves ou parasites fixés sur leur peau, etc., sans compter la multitude des myrmécophiles, termitophiles, etc., qui vivent avec les espèces sociales, et qui sont comparables à nos animaux domestiques et aux habitants de nos maisons.

Caractéristiques des commensaux et parasites. — Les commensaux et parasites ont la propriété singulière de ne pas faire jouer les défenses habituelles de leurs hôtes ; c'est du reste grâce à cela qu'ils ont pu adopter ce genre de vie : ainsi les quelques Poissons commensaux d'Actinies, de Méduses, de Siphonophores ne provoquent nullement la décharge des nématocystes ; les Copépodes et Annélides qui vivent sur des Oursins, les Caprelles que l'on trouve en quantité sur l'Étoile de mer commune, n'excitent pas les pédicellaires ; bien mieux, l'hôte défend parfois la partie externe d'un parasite comme si c'était une partie de lui-même (Crabe protégeant la Sacculine qu'il porte sous l'abdomen). Les parasites des cavités cœlomiques ou sanguines, larves d'Hyménoptères et de Diptères, Sporozoaires, Filaires, larves de Monstrilles, etc., ne provoquent pas la venue des phagocytes qui restent tout à fait indifférents, tandis qu'ils capturent des particules inoffensives d'encre de Chine ; seuls, quelques parasites de passage sont englobés dans des kystes, mais sans être détruits. Enfin, les parasites du tube digestif, comme les Ténias, les larves d'Œstres de l'estomac du Cheval, les Nématodes, etc., résistent à l'action des sucs digestifs de l'hôte ; les Ténias, entre autres, fabriquent une antikinase qui neutralise l'effet des liquides riches en diastases où ils sont plongés.

D'une façon générale, les parasites et à un moindre degré les commensaux présentent par rapport à leurs alliés libres

une simplification de l'organisation, qui peut être si grande qu'il est impossible de reconnaître, sans une étude morphologique et embryologique approfondie, à quel groupe appartiennent certains parasites (*Sacculina, Portunion, Laura, Entoconcha*). Tous les systèmes organiques sont touchés : en première ligne les organes des sens (tous les endoparasites étant aveugles) et la couleur (les parasites internes étant tous blancs ou de teinte uniforme comme les viscères dont ils tiennent la place) ; puis l'épaisseur du tégument, qui déjà très mince chez les Crustacés simplement commensaux (*Pinnotheres*), devient une souple enveloppe chez les Crustacés endoparasites, à tel point qu'il n'y a plus de mues ; enfin les appendices locomoteurs des Crustacés commensaux et parasites, les appareils respiratoire (beaucoup d'endoparasites sont anaérobies et tirent l'oxygène des substances nutritives qu'ils absorbent), circulatoire, excréteur, digestif (les Cestodes, Acanthocéphales, Monstrillides, Rhizocéphales n'ont pas de tube digestif). On trouvera dans tous les Traités de Zoologie des détails sur la « dégradation » organique des parasites et leurs modes de reproduction,

Origine des commensaux et parasites. — Les commensaux proviennent probablement d'espèces ubiquistes, capables de vivre dans des milieux et conditions assez variés, comme il en existe encore aujourd'hui : des individus, poussés par leur photopathie négative ou leur stéréopathie, c'est-à-dire cherchant un abri ou un support, se sont logés dans les orifices ou fixés sur les téguments d'autres animaux fréquents dans leur habitat : en effet, on trouve non rarement à notre époque, des *commensaux accidentels*, appartenant à une espèce habituellement libre, qui reproduisent cette étape primaire du commensalisme. Ce commensalisme accidentel ou temporaire a pu se transformer en commensalisme définitif, par la disparition des formes restées libres, ou le renforcement par sélection naturelle des tropismes et pathies qui incitent le

commensal à rechercher un hôte. Dans le groupe des Annélides Polynoïdiens et dans celui des Cirripèdes, on trouve tous les intermédiaires entre le commensal étroitement spécialisé, adapté à un hôte précis dont son existence dépend rigoureusement, et les formes ubiquistes, Annélides libres ou Cirripèdes fixés, dont certains individus présentent un début de commensalisme.

Dans beaucoup de cas, le commensalisme a abouti à l'ecto- et à l'endoparasitisme parfait, l'animal fixé ayant bien peu à se modifier pour emprunter toute sa nourriture à son hôte : il est certain que cette évolution s'est produite dans la série des Gastropodes vivant sur les Echinodermes (Eulimidés aboutissant aux *Entocolax* et *Entoconcha,* parasites internes d'Holothuries), et dans la série des Cirripèdes, aboutissant aux Rhizocéphales qui pompent les sucs nutritifs de leur hôte par des racines (*Anelasma* sur la peau des Requins, *Sacculina* sur Crabes, etc.).

Parfois l'endoparasitisme a pu être direct, des espèces ubiquistes, ingérées par hasard, continuant à vivre dans le milieu très spécial des voies digestives (*parasites inchoatifs* de Giard) : c'est assurément le cas pour les Turbellariés parasites (Vorticidés), souche probable des Trématodes digénèses et des Cestodes, et pour les Nématodes dont toutes les espèces présentent une si étonnante fixité d'organisation, bien qu'elles mènent tous les genres de vie imaginables ; du reste, il existe encore à notre époque des Nématodes Rhabditides, comme l'*Angiostomum* du poumon de Grenouille et les *Strongyloïdes* de l'intestin de divers Mammifères, qui passent en terre une période de vie libre. Pour que cet endoparasitisme accidentel devienne constant et exclusif, une seconde étape nécessaire est l'accroissement du nombre des œufs (en rapport avec la nutrition surabondante) des individus parasites par rapport aux individus libres ; l'infection devient alors plus facile, la sélection des lignées les plus aptes à mener la vie parasite peut s'effectuer, et on conçoit que cette

orthogénèse génitale détermine par contre-coup la régression d'un grand nombre d'organes devenus inutiles; le parasite devient alors étroitement spécialisé.

Parasitisme Polychètes : Eisig, Ichthyotomus sanguinarius, eine auf Aalen schmarotzende Annelide (*Faune de Naples*, 1906).

Généralités : Laloy, *Parasitisme et mutualisme dans la nature*, Paris, F. Alcan, 1906. — Metchnikoff et collaborateurs, Roussettes et microbes (*Ann. Inst. Pasteur*, 23, 1909, 937). — Mordvilko, Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten (*Biol. Centr.*, 29, 1909, 369).

CINQUIÈME PARTIE

LA GENÈSE DES ESPÈCES ET DES ADAPTATIONS

ORIGINE DE LA VIE SUR LE GLOBE

La vie existe sur notre globe depuis un temps considérable, qui paraît compris entre 100 millions et 2.000 millions d'années, et elle y a apparu probablement lorsque la température, uniforme sur toute la surface de la Terre, était descendue en dessous de 55°-60°. Que les premiers êtres vivants aient été des Bactéries ultra-microscopiques, capables de construire des hydrates de carbone et des matières protéiques avec les principes purement minéraux de l'air et de l'eau, cela n'est presque pas douteux; car encore aujourd'hui, il existe de tels êtres, par exemple les Bactéries dites *autotrophes* (*Nitrosomonas*, etc.) et quelques Cyanophycées (*Anabæna*), qui prennent le carbone à l'acide carbonique de l'air ou à des carbonates, l'azote à l'ammoniaque ou à l'air, l'oxygène et l'hydrogène à l'eau, de sorte qu'ils peuvent vivre dans un milieu purement minéral dans lequel il n'y a pas eu antérieurement d'êtres vivants.

Mais d'où viennent ces Bactéries primordiales? Création surnaturelle ou génération spontanée? La première hypothèse n'est pas scientifique; la seconde est bien invraisemblable. Actuellement on sait avec certitude qu'il n'y a pas de génération spontanée; comment peut-on imaginer, même à

une époque de haute température et de pression atmosphérique considérable, une rencontre fortuite de molécules réalisant la constitution hétérogène complexe de l'énergide, qui trouverait du premier coup un milieu adéquat aux phénomènes vitaux?

La vie vient-elle d'un autre monde habité sous la forme de germes apportés par des bolides? C'est tout à fait improbable, car on n'a jamais trouvé d'indices de vie sur les météorites, et de plus, celles-ci devenant incandescentes lors de leur passage à travers notre atmosphère sont nécessairement stériles.

Reste la vieille hypothèse de la *panspermie*, exprimée nettement par de Montlivault en 1821, et acceptée récemment par Arrhénius. La vie serait éternelle comme l'Univers; des germes microscopiques, de l'ordre du dix-millième de millimètre, provenant des mondes où existe la vie, parcourraient le système solaire, soumis aux forces de gravitation et à la répulsion radiante (pression de radiation) qui émane du Soleil. De temps à autre, ces germes tomberaient sur les planètes et s'y développeraient si celles-ci présentent des conditions convenables. Ainsi la vie commencerait toujours par des formes inférieures, les mêmes partout, et il est probable que leur évolution, dans d'autres mondes habités, doit donner des êtres qui ne diffèrent pas fondamentalement de ceux de la Terre.

Bien que non vérifiable par l'expérience, puisqu'il serait impossible, même sur les plus hauts sommets, de différencier les rares germes cosmiques tombant actuellement sur la Terre de ceux qu'entraîne le vent, cette hypothèse ne soulève pas de difficultés insurmontables : les spores de Bactéries peuvent avoir des dimensions infiniment petites ; on peut concevoir que malgré l'action nocive des rayons ultraviolets, elles garderaient leur vitalité pendant un temps extrêmement long dans leur voyage à travers les espaces interplanétaires, où règnent le vide et un froid de —220°. De tels microorganismes enlevés à la Terre par le vent et parvenus

jusque dans les plus hautes zones de notre atmosphère, entrant dans le champ électrique de la région des aurores boréales, pourraient être soustraits à l'attraction terrestre et passer dans les espaces interplanétaires; repoussés par la force radiante du Soleil, ils atteindraient l'orbite de Mars en 20 jours, celle de Neptune en 14 mois, et le plus proche système solaire (α du Centaure) en 9.000 années. Ainsi, les germes de la vie, constamment renouvelés, circuleraient éternellement dans l'Univers infini.

Sv. Arrhenius, *L'origine des mondes*, trad. Seyrig, Paris, 1910. — Bactéries autotrophes et Cyanophycées, voir Heinze, Einige Beiträge zur mikrobiologischen Bodenkunde (*Centr. f. Bakt.*, *2 Abth.*, 16, 1906, 640). — O. Jensen, Die Hauptlinien des natürlichen Bakteriensystems (*Centr. f. Bakt.*, *2 Abth.*, 22, 1908-1909).

FORMATION DES ESPÈCES

Jusqu'ici nous avons étudié ce qu'on peut appeler les facteurs de l'évolution : action des milieux, mutations et fluctuations, hérédité, sélection et substitution, panmixie, sans préoccupations théoriques, en nous plaçant le plus possible sur le terrain expérimental. Nous allons aborder maintenant les explications, en utilisant les faits acquis; il y a avantage à les répartir en trois catégories :

1° Les conditions de la formation de nouvelles espèces.

2° L'évolution considérée à un double point de vue : A, l'évolution des espèces dans l'espace, c'est-à-dire le peuplement des places vacantes, ce qui donnera la clef de l'origine des adaptations; B, l'évolution des espèces dans le temps, ce qui nous fera toucher du doigt l'*orthogénèse*.

3° L'explication des orthogénèses ou séries évolutives, soit progressives, amenant au perfectionnement des adaptations, soit régressives, produisant des organes rudimentaires.

C'est par une abstraction momentanée, mais nécessaire, que le naturaliste parle d'espèce, de genre, de famille, alors qu'il n'y a que des individus qui, depuis le Protozoaire jusqu'à

l'Homme, se succèdent les uns aux autres par la génération. Mais, à une époque donnée, actuelle ou passée, il existe des groupes d'individus que l'on peut définir assez nettement pour les étiqueter et permettre de les reconnaître; comme le dit heureusement Depéret, ce sont à l'instant considéré les sections transverses des innombrables branches rameuses qui constituent l'arbre généalogique du Règne animal. Ces sections sont des *espèces*, c'est-à-dire une collection d'individus présentant un certain nombre de caractères communs, dont les variations sont comprises dans des polygones de fréquence déterminés (le type modal étant considéré comme la forme normale), qui sont constamment féconds entre eux et à produits indéfiniment féconds, et qui ne se croisent pas habituellement avec les collections d'individus qui leur ressemblent le plus, vivant dans les mêmes parages, de sorte que les collections restent distinctes. Comme dans la pratique, il est le plus souvent impossible d'essayer des croisements expérimentaux entre les formes que l'on détermine, on en préjuge le résultat par l'absence ou la présence de formes intermédiaires : ainsi, on a considéré *Helix nemoralis* et *Helix hortensis* comme de *bonnes espèces,* bien qu'elles se ressemblent d'une façon extrême, parce qu'il n'y a pas habituellement d'intermédiaires entre elles, malgré que les deux collections vivent en complet mélange ; et on ne se trompait pas, puisqu'il a été démontré plus tard que ces deux formes ne donnent pas d'hybrides féconds lorsqu'on les croise expérimentalement.

On regarde tous les Chiens domestiques comme appartenant à la même espèce, bien qu'ils comprennent des formes extrêmement dissemblables, parce qu'il y a toutes sortes d'intermédiaires entre eux, et qu'ils se croisent facilement, lorsque les différences de taille ne s'y opposent pas, en donnant des hybrides féconds. Quant aux divers Chiens sauvages, le Loup, le Chacal, les Coyotes des plaines américaines, le Loup de l'Amérique arctique, il paraît bien prouvé qu'ils ne sont

pas séparés sexuellement des Chiens domestiques, et que les croisements expérimentaux avec ceux-ci sont parfaitement féconds, mais en réalité ils sont fortement séparés les uns des autres par leurs mœurs, ainsi que par leurs habitats particuliers, si bien que les collections restent distinctes ; on pourrait indiquer à la fois les différences et la parenté de ces *espèces naissantes* par une désignation trinominale, *Canis lupus familiaris* pour notre Chien domestique, par exemple; mais les systématistes, qui désirent avant tout cataloguer les animaux qu'ils définissent et se préoccupent assez peu du degré de la séparation spécifique, emploient pour simplifier la nomenclature binominale (*Canis familiaris*, *Canis lupus*, etc.).

Quand il s'agit de formes évidemment alliées, mais à aires géographiques disjointes, comme les Lézards des îles méditerranéennes, dont les collections quelque peu différentes restent forcément distinctes par l'impossibilité absolue du mélange, on peut les regarder comme appartenant à une même espèce lorsqu'il est vraisemblable qu'elles dérivent d'un ancêtre commun, et que les différences qui les séparent sont surtout des fluctuations dues au milieu, ce qui est évidemment affaire d'appréciation. Une désignation trinominale (par exemple *Lacerta muralis faraglioniensis* pour la forme nègre du rocher de Faraglioni près Capri) est très convenable pour dénommer ces espèces naissantes; c'est surtout à leur propos que les taxinomistes emploient les termes vagues de sous-espèces, petites espèces, qui indiquent bien leur indécision.

Enfin, il y a une dernière catégorie d'espèces douteuses ou naissantes : ce sont celles qui, tout en ne présentant aucune différence morphologique entre les individus adultes, sont cependant subdivisées en groupes qui se distinguent soit par une très importante dissemblance dans le mode de développement (*formes pœcilogoniques*), soit par une variation considérable dans le comportement et les réactions physiologiques (*espèces éthologiques*).

Nous allons examiner maintenant comment peuvent se développer et se superposer les conditions nécessaires pour définir une bonne espèce ; les différences morphologiques de l'ordre des mutations, qui la distingueront des espèces voisines et permettront pratiquement de la déterminer, auront surtout des chances de se produire si une colonie vit dans un milieu quelque peu différent de celui de l'espèce souche ; et elles ne pourront passer au rang de caractères spécifiques que s'il y a, par un procédé quelconque, séparation ou ségrégation des mutants et du type originel, ce qui donnera son autonomie à la nouvelle espèce.

SÉPARATION ET CHANGEMENT DE MILIEU PAR ISOLEMENT GÉOGRAPHIQUE. ESPÈCES VICARIANTES OU REPRÉSENTATIVES[1]

L'isolement de groupes d'une même espèce peut être produit de façons variées : l'aire géographique continue d'une espèce devient discontinue par la surrection d'un obstacle (séparation des faunes marines de l'Atlantique et du Pacifique par l'isthme de Panama), ou par le morcellement d'un continent (faunes d'Irlande et de Grande-Bretagne par rapport à celle de France ; faunes de Corse, de Sardaigne et des petites îles méditerranéennes par rapport au littoral). Une espèce peut aussi coloniser des stations d'accès suffisamment difficile pour qu'il n'y ait guère de mélange possible entre la souche et les diverses colonies, ni entre ces dernières (Corégones et Cladocères des lacs alpins, faunes des îles océaniques, animaux terrestres des cavernes).

Pour toutes sortes de raisons, l'isolement géographique est une cause de divergence : d'abord parce que les groupes séparés pouvaient à l'origine ne pas renfermer les mêmes génotypes, étant donné que c'est aux confins de sa distribution géographique que l'espèce présente les formes les plus

1. Jordan (D.-S.), The origin of species through isolation (*Science*, 22, 1905, 545).

éloignées du type moyen. De plus, la colonie isolée est soumise forcément à de nouvelles influences de milieu, et présente des fluctuations particulières, voire des mutations qui peuvent supplanter la forme primitive; enfin la sélection supprimant les individus les moins bien régulés, agit pour délimiter un nouveau type moyen, plus ou moins distinct du type moyen de la souche. Aussi les formes géographiques, vicariantes ou représentatives, comme on les appelle, sont-elles des espèces à l'état naissant.

Le cas des faunes marines à l'est et à l'ouest de l'isthme de Panama est particulièrement suggestif[1]. Comme on l'a vu, ce soulèvement a coupé en deux, depuis la fin du miocène, une faune marine probablement homogène; à l'époque actuelle, les deux faunes atlantique et pacifique (Poissons, Mollusques, Crustacés, Vers, Échinodermes, Cœlentérés) présentent encore une notable similitude, qui contraste avec l'extraordinaire dissemblance des faunes de la Méditerranée et de la mer Rouge, aussi voisines, mais qui ont toujours été séparées. Les Poissons des deux côtés de l'isthme, étudiés avec soin par D S. Jordan (1908), forment des paires géminées, au nombre de plus d'une centaine; les deux vicariants de chaque paire sont séparés par des différences très minimes, mais qui ne permettent pas l'identification; les Mollusques marins comptent quelques formes tout à fait identiques (*Fissurella barbadensis*, *Ostrea virginica*, etc.) ou au moins représentatives; enfin les Oursins comptent plus de 30 genres communs aux deux régions (*Cidaris*, *Salenia*, *Asthenosoma*, *Diadema* , etc), et beaucoup d'espèces sont si parallèles (*Dorocidaris papillata* de l'Atlantique — *panamensis* du Pacifique) qu'il n'y a pas de doute qu'elles descendent d'un ancêtre

1. Fischer (P.). Détermination des régions du globe dont la faune est insuffisamment connue (1er *Congr. int. Zool. Paris*, 1889. 43). — A. Agassiz, The panamic deep-sea Echini (*Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, 31, 1904, voir p. 218). — Jordan (D. S), *Guide to the study of Fishes*, New York. 1905 (vol. 1, p. 269); The law of geminate species (*Amer. Natur.*, 42, 1908, 73).

commun. Il faut noter du reste que les conditions physiques des deux côtés de l'isthme sont notablement différentes, tant par la nature des courants que par les profondeurs, ce qui explique les différenciations spécifiques.

La séparation définitive de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie par l'Atlantique et le Pacifique a coupé des aires d'espèces holarctiques qui, sans doute semblables au début, sont maintenant, depuis leur isolement, considérées comme de bonnes espèces : il en est ainsi pour le Castor d'Europe et de Sibérie (*Castor fiber*) et celui qui habite l'Amérique du Nord jusqu'à Mexico (*Castor canadensis*) ; leur origine commune n'est pas douteuse, d'autant plus qu'ils hébergent l'un et l'autre le même parasite externe, le Coléoptère *Platypsyllus castoris*, et cependant on s'accorde à les désigner par deux noms différents qui correspondent à des divergences notables : le Castor d'Europe a une taille double de celui d'Amérique, sa robe est plus claire, son crâne relativement moins développé.

La période glaciaire a déterminé, comme nous l'avons vu, des isolements semblables ; si quelques formes à double distribution polaire et montagnarde sont restées identiques dans leurs deux habitats, d'autres ont divergé : on appelle *Lepus timidus* le Lièvre variable des régions froides et arctiques d'Europe, et *Lepus varronis* celui des montagnes de Suisse; on sépare spécifiquement la Marmotte des montagnes européennes de la *Marmota bobac* des steppes russes et asiatiques, alors qu'elles ont vraisemblablement une origine commune, etc.

Les îles qui ont été peuplées par une forme banale commune sur le continent voisin, montrent admirablement les effets de l'isolation : les variations de couleur du Lézard gris (*Lacerta muralis*) dans les petites îles de la Méditerranée ou sur les rivages, sont tout à fait surprenantes, et on a pu décrire nombre de sous-espèces[1] : en Italie et en Sicile, dans

1. Bibliographie dans Bedriaga, Mémoire sur les variétés européennes du Lézard des murailles (*Bull. Soc. Zool. France*, 4, 1879, 194).

la Corse, la Sardaigne et beaucoup d'îles, on trouve une forme verte sur le dos, variété *neapolitana* de Bedriaga, qui habite notamment l'île de Capri; à côté de cette dernière île, se dresse un rocher gigantesque, « Il Faraglioni », difficilement accessible, dont le plateau ne compte pas plus de 50 mètres carrés, qui est habité par des Mouettes, un Platydactyle, et une forme spéciale de Lézard des murailles, la var. *cærulea* d'Eimer (*faraglioniensis* de Bedriaga), qui est bleu foncé marqué de noir, et ne fuit pas l'Homme; à l'îlot rocheux de Filfola, près de Malte, vit une forme nègre analogue (*filfolensis*), ainsi qu'à l'île d'Ayre, près Minorque (var. *Lilfordi*, d'un noir de jais en dessus et d'un beau bleu saphir en dessous). Aux Baléares, on rencontre une forme toute différente, entièrement brune sur le dos avec ventre blanc ou rouge brique (var. *balearica*). Assurément, le Lézard des murailles, comme toutes les espèces à grande répartition géographique, renferme nombre d'espèces naissantes.

Les Lapins domestiques (*Oryctolagus cuniculus*) qui ont été lâchés dans des îles, aux Falkland, à Porto-Santo près de Madère (leur isolement date de 1419, d'après la tradition rapportée par Darwin), y ont présenté des variations de place considérables, mais qui pourraient bien être de l'ordre des fluctuations. Les localisations bien connues d'espèces différentes de Tortues géantes sur les différentes îles Galapagos et sur les îles voisines de Madagascar, la multiplicité des espèces, chacune avec une aire propre, d'Achatinelles et de Drépanidés des îles Hawaï, et cent autres exemples, montrent encore l'influence capitale de l'isolement insulaire comme cause de divergence.

Les cavernes réalisent en petit un isolement aussi parfait que celui des îles; leur peuplement s'est opéré, comme nous l'avons vu, par des formes endogées ou obscuricoles, vivant à l'extérieur, mais plus ou moins préadaptées à la vie dans ce milieu spécial; et il n'est pas douteux que les diverses grottes d'un pays déterminé ont été colonisées par les mêmes

espèces; mais une fois le peuplement effectué, il y a eu séparation complète, surtout si les cavernes sont séparées l'une de l'autre par des vallées et des rivières. Or, très fréquemment, on trouve, dans une série de grottes de la même région, une série parallèle de Coléoptères cavernicoles qui présentent entre eux de minimes, mais constantes différences, montrant que chaque colonie, non seulement a pu avoir un point de départ différent (race locale ou génotype), mais que de plus, une fois isolée, elle a varié pour son compte, subissant l'effet des conditions de milieu qui ne sont pas tout à fait identiques d'une grotte à une autre. C'est la seule explication possible de la multiplicité étonnante des espèces et sous-espèces de cavernicoles et de leur localisalisation étroite; il faut bien qu'il en soit ainsi pour que, comme le remarque Jeannel, à chaque bassin ou vallée des Pyrénées corresponde une espèce ou une race spéciale d'un Silphide cavernicole (*Speonomus*) qui compte jusqu'ici une trentaine de formes distinctes.

Enfin, un dernier exemple d'isolement peut être emprunté aux faunes marines; quand les animaux benthiques n'ont pas de larves pélagiques, comme cela arrive souvent, ils forment de petits groupes en état d'amixie complète, et il peut arriver qu'ils diffèrent d'une façon notable; les représentants méditerranéens des espèces atlantiques (les Poissons en particulier) peuvent être cités en exemple; il doit y avoir, entre les uns et les autres, plus que de simples fluctuations de place. Dans le cas des *Pleuronectes flesus*, on peut traduire numériquement l'effet de cette amixie: alors que Giard et Duncker s'accordent pour trouver sur les côtes allemandes de la mer du Nord et à Wimereux 30 p. 100 d'exemplaires qui ont les yeux sur la face gauche du corps (au lieu de les avoir sur la face droite, comme il est normal), à Plymouth il n'y a que 5 à 6 p. 100 de Flets qui présentent cette particularité, et à Arcachon, je n'en ai jamais vu un seul.

SÉPARATION ET CHANGEMENT DE MILIEU RÉSULTANT DE VARIATIONS DE COMPORTEMENT[1]

Ce mode d'isolement est déterminé par une mutation de comportement qui modifie les réactions de certains individus, de telle sorte qu'il y a désormais séparation entre eux et la souche; plus tard, des mutations morphologiques peuvent apparaître et achever de définir une bonne espèce.

Nous prendrons comme premier exemple les Sacculines des Crabes : elles sont si parfaitement identiques sur leurs hôtes divers qu'on n'en fait le plus souvent qu'une espèce, *Sacculina carcini*; or, il y a évidemment, rassemblées sous ce vocable, un nombre indéterminé d'*espèces éthologiques*[2], qui ne diffèrent que par leur comportement à l'état larvaire, au moment de la fixation à l'hôte. En effet, suivant les localités, elles parasitent telle espèce de Crabe, laissant les autres indemnes; ainsi à Arcachon, les *Stenorhynchus*, *Inachus* et *Pachygrapsus*, qui y abondent, sont toujours inattaqués, tandis que *Carcinus mœnas* porte très souvent une Sacculine; à Naples, ce sont les *Inachus scorpio* et les *Pachygrapsus* qui sont les hôtes habituels du Rhizocéphale.

Un cas tout à fait analogue est celui de certains Annélides qui dans certaines localités mènent la vie libre normale, et dans d'autres sont étroitement et constamment commensaux : sur la côte atlantique (Roscoff, Le Croisic, Arcachon), dans les coquilles habitées par le Sipunculien *Phascolion strombi* (fig. 96), il y a toujours, logé dans une petite galerie spéciale à côté de son compagnon, un Syllidien commensal; celui-ci est identique, ou peu s'en faut, à *Syllis cornuta* qui a été

1. Cholodkovsky (*Zool. Zentralb.*, 15. 1908, 533). — Marchal, Note sur les Cochenilles de l'Europe et du nord de l'Afrique (*Ann. Soc. Ent. France*, 77, 1908, 223); Les Cécidomyes des Céréales et leurs parasites (*Ann. Soc. Ent. France*, 66, 1897, 1). — Plate, Apogonichthys strombi n. sp., ein symbiotischer lebender Fisch von den Bahamas (*Zool. Anz.*, 23, 1908, 393). — Smith (G.), Rhizocephala (*Faune de Naples*, 1906).

2. Ethologie vient de ἦθος, mœurs, coutumes, et λόγος, traité.

signalé bien souvent dans l'Atlantique et la Méditerranée, mais menant la vie libre. — Beaucoup de taxinomistes ont décrit ou signalé dans diverses stations atlantiques et méditerranéennes, l'*Hermadion pellucidum* à l'état libre, et il semble bien que c'est l'état normal de cette espèce, mais on la rencontre aussi et à coup sûr, vivant en commensalisme sur les bras épineux de certains Ophiures et Astéries (Atlantique et Méditerranée); sur l'*Ophiothrix fragilis* de Roscoff, où elle est tout à fait commune, elle étonne du reste par la perfection de l'homochromie avec son hôte, caractère habituel chez les commensaux, qui les rend fort difficiles à découvrir. Il n'est pas douteux qu'il y a entre les *Syllis* et *Hermadion* libres d'une part, et les commensaux d'autre part, une différence intime (portant sur les réactions stéréopathiques, chimio-pathiques?) qui détermine le mode de vie très particulier des seconds; il faudra peu de chose pour séparer spécifiquement ces derniers. Ainsi Plate (1908) a donné le nom d'*Apogonichthys strombi* à un petit Poisson de 6 centimètres environ, qui, aux Bahamas, vit en commensal dans la cavité palléale du gros Gastropode *Strombus gigas*; or, on connaît dans la région antilienne trois espèces d'*Apogonichthys* libres, dont l'une (*stellatus*) ne diffère de l'espèce commensale que par des caractères numériques peu importants.

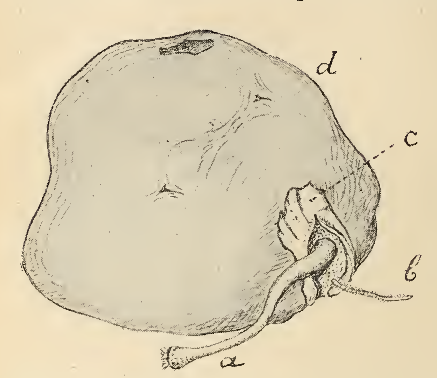


Fig. 96. — Groupe formé par trois animaux associés : *a*, Sipunculien *Phascolion strombi*; *b*, Syllidien (*Syllis cornuta*?). Ces deux animaux sont logés dans une coquille vide (*c*) de *Nassa reticulata*, dont la cavité est remplie de vase cimentée; *d*, Eponge *Ficulina ficus* fixée sur la coquille (Atlantique).

Chez les parasites de végétaux, l'adaptation à une nouvelle plante isole la colonie migrante de sa souche, exactement

comme dans les exemples précédents : l'histoire d'une Cochenille vivant sur le *Robinia pseudo-acacia* est tout à fait instructive à cet égard. Le *Robinia*, d'origine américaine, a été introduit en Europe au commencement du XVIIe siècle, à l'état de graines, de sorte qu'il n'a pu amener avec lui aucun parasite. Or, depuis 1879 à peu près, on trouve sur cet arbre une Cochenille de la grosseur d'un pois, qui a même causé de grands ravages dans les plantations de cet arbre (Prusse rhénane et Alsace, Hongrie, diverses régions de la France); en 1890, Horvath, entomologiste d'État de la Hongrie, inquiet de l'extension prise par ce nouvel ennemi, envoya des échantillons à Douglas, qui était alors le savant le plus autorisé pour la détermination des Coccides; Douglas déclara que c'était une espèce nouvelle du genre *Lecanium* et la nomma *robiniarum*, nom qui lui fut conservé par tous les auteurs.

Or, puisque ce *Lecanium* est d'apparition récente et qu'il ne peut pas être venu d'Amérique, il faut bien qu'il dérive d'une espèce européenne : Marchal (1908) a démontré que cet occupant du *Robinia* n'était autre que le *Lecanium corni*, espèce extrêmement polyphage, qui vit sur toutes sortes de plantes européennes, depuis le Cornouiller et les Rosiers jusqu'à la Vigne; il en diffère par des caractères de taille, de coloration et de rugosité, mais les traits fondamentaux de structure sont identiques dans les deux formes. Marchal a contaminé un *Robinia* avec des *Lecanium corni* récoltés sur un Pêcher, et les larves nées et nourries sur le *Robinia* sont devenues des Coccides présentant, à leur état de complet développement, la coloration, la taille et le facies de *L. robiniarum*. L'expérience inverse (infection d'un Pêcher, de Rosiers et de Vigne par des *Lecanium* du *Robinia*) n'a pas donné de résultats.

Du reste le *Lecanium* avait déjà occupé en Europe d'autres plantes : on l'a signalé sur le Kaki du Japon (*Diospyros*), sur la Glycine de Chine (*Wistaria sinensis*) [*Lecanium wistariæ* de Signoret], sur le *Cotoneaster microphylla* du Népaul, etc.

Les observations de Cholodkovsky (1908) sont tout à fait parallèles à celles de Marchal ; il a étudié, dans le gouvernement de Saint-Pétersbourg et en Esthonie, des Pucerons du genre *Siphonophora*, qui se rencontrent sur une Rosacée sauvage, *Spiræa ulmaria*, sur une Légumineuse cultivée, le Pois, et enfin sur une Légumineuse récemment importée de Sibérie, *Caragana arborescens*. Les Pucerons des trois plantes ne diffèrent que par de petits caractères de taille et de couleur, si bien qu'on peut se demander si ce ne sont pas des colonies d'une même espèce. Si l'on transporte sur le Pois les Pucerons de la Spirée et du *Caragana*, quelques-uns commencent à sucer la plante et à pondre, mais ne semblent pas pouvoir se maintenir, et disparaissent au bout de sept à dix jours ; Cholodkovsky en conclut que le peuplement s'est bien effectué par les *Siphonophora* de la Spirée, mais qu'actuellement l'adaptation à la plante nourricière, effet de l'isolement, est assez profonde pour qu'un transfert soit impossible ; il n'y a pas d'inconvénient à en faire trois espèces (*ulmariæ*, *pisi*, *caraganæ*).

La séparation spécifique de la Cécidomye parasite du Blé (*Cecidomya destructor*) et de celle qui vit sur l'Avoine (*Cecidomya avenæ*), est encore la suite de mutations de comportement qui ont séparé une forme primitive ubiquiste en espèces éthologiques, dont l'une vit bien sur le Blé seulement, une autre sur l'Avoine, d'autres encore sur diverses herbes sauvages, sans qu'il y ait entre elles de différences morphologiques bien notables (Marchal, 1897). Enfin, la tendance si marquée de la plupart des parasites à n'infester qu'un hôte déterminé, ce qui amène souvent cet abus de déterminer le parasite par son hôte, prouve une fois de plus l'importance de l'amixie éthologique dans la formation des espèces commensales et parasites.

SÉPARATION PAR AMIXIE PHYSIOLOGIQUE

Quand il y a isolement géographique ou éthologique, comme

nous l'avons décrit dans le précédent chapitre, l'amixie va de soi, et c'est pour cette raison que l'isolement est un facteur si important dans la formation des espèces nouvelles ; la séparation peut aussi se réaliser sans changement de milieu, sur place pour ainsi dire, par des processus très variés, présentant toutes sortes de gradations[1].

Isolement psychique. — Des haines de race, des mœurs différentes, empêchent le mélange de formes qui peuvent cependant se féconder entre elles : ainsi le Loup, le Chacal, le *Canis pallipes* de l'Inde et même le Coyote (*Canis latrans*) des plaines d'Amérique, reproduisent parfaitement en captivité avec le Chien domestique d'une taille convenable (quand l'expérience n'échoue pas par hostilité persistante des conjoints) et les hybrides sont fertiles ; cependant il n'y a pas d'uniformisation générale et possible entre ces différentes formes de *Canis*, par suite des dissemblances de mœurs et d'habitats. Le Faisan doré (*Chrysolophus pictus*) des forêts du sud de la Chine, féconde bien en captivité le Faisan de lady Amherst (*Chrysolophus Amherstiæ*) des hautes montagnes de l'ouest de

1. Hybridation Mammifères et Oiseaux : Ewart, *The Penycuik experiments*, London, 1899. — Ghigi, Sulle dissociazione dei caratteri specifici negli ibridi complessi di alcuni Uccelli (*Rendic. R. Accad. Lincei*, 5e sér., 17, 1908, 452). — Iwanoff, Untersuchungen über die Ursachen der Unfruchtbarkeit von Zebroïden, etc. (*Biol. Centr.*, 25, 1905, 789). — Guyer, On the sex of hybrid birds (*Biol. Bull.*, 16, 1909, 193). — Suchetet, Les Oiseaux hybrides rencontrés à l'état sauvage (*Mém. Soc. Zool. France*, de 1890 à 1893 ; Problèmes hybridologiques (*Journ. Anat. Phys.*, 33, 1897, 326).

Batraciens et Poissons : Bataillon, Sur le développement de la pigmentation chez des métis de Poissons osseux (*Ass. franç. avanc. Sc.*. 28e sess., Boulogne-s-mer, 1900, 533). — Boulenger, The tailless Batrachians of Europe (*Ray Society London*, 1898. vol. 2, 283). — Héron-Royer, Nouveaux faits d'hybridation observés chez les Batraciens Anoures (*Mém. Soc. Zool. France*, 4, 1891, 75). — Wolterstoff, Ueber Triton blasii de l'Isle und den, experimentellen Nachweis seiner Bastardnatur (*Zool. Jahrb. Syst.*, 19, 1904, 647). — Voir aussi Newman (page 41).

Insectes : Bibliographie de Dahl, Jordan, Petersen, etc., dans Strohl, Die Copulationsanhänge der solitären Apiden und die Artentstehung durch « physiologische Isolierung » (*Zool. Jahrb. Syst.*, 26, 1908, 333). — Delcourt, Recherches sur la variabilité du genre Notonecta (*Bull. scient. France Belg.*, 43, 1909, 373). — De Peyerimhoff, Révision des Eustemmus du Nord-africain (*Ann. Soc. Ent. France*, 78, 1909, 173). — Standfuss, Die Resultate dreissigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung, etc. (*Verh. schweiz. Naturf. Ges Luzern*, 88, 1906, 263).

la Chine, et les hybrides sont fertiles entre eux (Suchetet les a suivis pendant cinq générations successives) ; mais à l'état de nature, les deux groupes s'excluent sur la limite de leurs habitats respectifs et restent distincts. Il est possible que la Corneille noire (*Corvus corone*) et la Corneille mantelée (*Corvus cornix*), qui diffèrent uniquement par la coloration, soient fécondes entre elles, mais elles forment dans la plupart des pays des colonies séparées, et l'appariage entre ces deux types, bien que signalé plusieurs fois à l'état de nature, est somme toute peu fréquent.

Les animaux domestiques prêtent à des remarques analogues ; Darwin (*Variation*, 2, 108) note que les races domestiques témoignent parfois d'une préférence marquée pour leur propre type : dans une des petites îles Feroë, les Moutons indigènes noirs ne se mélangeaient pas volontiers aux Moutons blancs importés ; les Moutons ancon, réunis avec d'autres Moutons, se rassemblaient entre eux en se séparant du reste du troupeau. C'est le premier pas vers l'isolement psychique des espèces naturelles. Si, en captivité, le Bison d'Amérique et le *Bos taurus* donnent un hybride fertile, le Catalo, il est évident qu'à l'état de nature il n'y aurait aucun mélange entre ces deux formes, pas plus qu'entre le Bœuf des jungles (*Bibos frontalis*) et le Zébu (*Bos indicus*), également féconds entre eux. Par contre, il n'y a jamais d'accouplement, ni même de tentatives entre le Buffle (*Buffelus bubalus*) et le Bœuf, tous deux bien domestiqués en Hongrie ; mais on ne sait ce que donnerait la fécondation artificielle.

Isolement par maturité des produits génitaux à des époques différentes. — La forme type de la Grenouille verte (*Rana esculenta*) s'apparie à Berlin en mai, et la ponte a lieu pendant tout le mois de juin, tandis que la forme *ridibunda*, qui atteint de plus grandes dimensions et qui vit parfois dans les mêmes localités que le type, pond du 1er au 20 mai. Les deux formes sont fécondes entre elles, mais ce petit changement dans

l'époque de la maturité sexuelle suffit à les maintenir en amixie.

C'est probablement quelque phénomène de cet ordre qui est intervenu pour séparer certains Poissons du groupe des Corégones : par exemple, dans le lac du Bourget, il existe deux Corégones extrêmement voisins l'un de l'autre, le *Coregonus lavaretus* qui pond fin novembre et dépose ses œufs au bord du lac sous très peu d'eau, et le *C. bezola*, qui pond un peu après, en décembre-janvier, mais au fond du lac, par 70 et 80 mètres d'eau. Ce sont les mêmes différences qui séparent les Corégones du Léman, la Gravenche (*C. hiemalis*, ponte en décembre, au bord), et le *C. fera* (ponte en février, au fond).

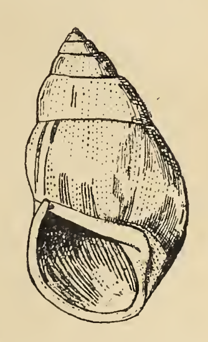


Fig. 97. — *Amphidromus perversus* (Java), individu sénestre (d'après Cooke, *Molluscs, The Cambridge Nat. Hist.*, 1895).

Isolement mécanique. — Une grande différence de taille peut interdire la copulation entre formes qui autrement seraient interfécondes et que ne sépare aucune aversion psychique ; on peut citer dans cette catégorie quelques animaux domestiques, les très grandes et très petites races de Chiens, les grandes races de Poules comme les Malais et les petites comme les Coucous.

Un autre exemple est celui des Gastropodes inversés ; quand, dans une espèce dextre, apparaît un individu sénestre, on sait que la copulation avec les dextres lui est tout à fait interdite, et il ne peut reproduire que s'il rencontre par hasard un autre individu sénestre, ce qui est très possible chez les espèces *amphidromes* [1], c'est-à-dire celles qui dans une même localité sont indifféremment dextres ou sénestres (certaines *Limnæa* et Achatinelles des îles Sandwich, le pays par excellence des amphidromes ; *Euhadra amphidroma* de la Chine occidentale,

1. De ἀμφί-δρομος, courir dans deux sens.

le groupe des *Amphidromus perversus* [fig. 97] de la région malaise, *Partula* des îles Tahiti, certaines *Clausilia* de Transylvanie, etc). Il se fonde ainsi, de par la simple mutation inverse, une race isolée qui pourra facilement se séparer de la souche : c'est ainsi que les *Buliminus* du nord-ouest de l'Inde, qui ont une tendance marquée à devenir sénestres, constituent parfois des colonies assez nombreuses où tous les exemplaires sont sénestres; de même le *Pupoides pacificus*, constamment dextre au nord-est de l'Australie et dans les îles voisines, est toujours sénestre dans l'île Cassini, au nord-ouest du continent australien ; c'est également ce qui s'est passé pour le *Fusus contrarius*, espèce sénestre alliée étroitement au groupe du *Fusus antiquus* dextre, mais présentant parfois des exemplaires inversés; les deux formes ont vécu ensemble au pliocène, mais maintenant elles ont des aires géographiques distinctes; le *contrarius* ne dépasse pas au nord la côte du Portugal, tandis que l'*antiquus* vit sur les côtes d'Angleterre et de Norvège.

Isolement par variation des organes copulateurs. — On sait que les appendices copulateurs des Arthropodes ont une forme très variée; fortement chitinisés, souvent munis de tnbercules, de dents ou de poils, ils s'ajustent avec les organes correspondants des femelles comme une clef dans une serrure. On conçoit qu'une variation même faible de ces organes pourra entraîner une amixie complète ; le fait est qu'ils paraissent avoir joué un grand rôle dans la séparation des espèces d'Arthropodes, car dans beaucoup de groupes de Coléoptères (*Eustemmus*), de Lépidoptères (*Argynnis, Eupithecia*), d'Hémiptères (Cicadelles), chez les Diplopodes (Iulides), chez les Isopodes (Trichoniscides), les taxinomistes les utilisent couramment pour distinguer les espèces, trouvant qu'ils fournissent de plus sûrs renseignements que les caractères moins variables de la couleur et de la morphologie; d'après K. Jordan (1905), sur 698 espèces de Sphingides, pas moins de 650.

c'est-à-dire une énorme majorité, sont reconnaissables à leurs organes d'appariage ; et l'une d'elles ne peut même être déterminée que par l'examen de ceux-ci ; sur 276 formes géographiques, 145 ont ces organes comme les espèces parentes, mais 131 les ont plus ou moins différents (ce sont donc des espèces à l'état naissant) ; il n'y a jamais de différence lorsqu'il s'agit de polymorphisme saisonnier ou d'aberrations individuelles ; aussi Jordan pense-t-il que chez les Papillons les nouvelles espèces se sont surtout développées aux dépens de formes géographiques, à tel point que lorsqu'on trouve en un même lieu deux espèces proches parentes, c'est qu'elles ont été réunies par une extension secondaire de leurs aires jadis distinctes.

Infertilité immédiate ou lointaine. — L'isolement psychique, qui est peut-être le facteur primordial de la séparation des espèces, est le plus souvent renforcé ou remplacé par un isolement physiologique plus ou moins parfait, de telle sorte que, même s'il y a mixie des formes différentes, les collections restent finalement distinctes.

A. Le début de cet isolement se rencontre peut-être dans l'espèce humaine : tandis que dans l'Amérique du Sud, il s'est formé facilement une race métisse entre les Indiens et les Espagnols, race qui se perpétue avec ses caractères et domine par le nombre, il en est tout autrement entre les blancs et les nègres africains : les mulâtres qui résultent couramment de leur union, au Sénégal, aux Antilles, aux États-Unis, reproduisent bien entre eux, mais leur progéniture paraît renfermer beaucoup plus de filles que de garçons, et de plus les premières sont très disposées à l'avortement ; la troisième génération mulâtre s'éteint généralement par infécondité ; les mulâtres eux-mêmes sont de santé plus délicate et vivent moins longtemps que le blanc et le nègre. Le fait est qu'aux États-Unis, à la fois par infertilité lointaine et isolement psychique, la race nègre reste absolument distincte de la race blanche.

B. Un stade plus avancé est celui où les hybrides produits sont immédiatement inféconds. Chez les Mammifères, on connaît une centaine de ces hybrides, obtenus presque tous en captivité ou en domesticité ; par exemple entre le Lion et le Tigre (hybride intermédiaire), entre l'Ours brun et l'Ours polaire (hybride coloré à tête blanche), entre le Taureau et le Yack (Asie) ou vice versâ, entre divers Équidés [Cheval mâle × Zèbre (Zébroïde), Zèbre × Jument (Zébrule), Onagre (*Equus onager*) × Zèbre, Quagga × Jument, Ane × Jument (Mulet) ou Cheval × Anesse (Bardot)], entre Rat blanc mâle et Souris blanche femelle (hybrides obtenus par fécondation artificielle, l'isolement psychique étant absolu), etc. Ces hybrides sont frappés, surtout les mâles, d'anomalies dans leurs organes génitaux ; ainsi le sperme des Mulets et des Zébroïdes ne renferme pas de spermatozoïdes, et il est rare que des Mules puissent être fécondées par un Cheval ou un Ane. Le type nouveau, qu'il soit ou non facile à produire, s'éteint donc rapidement.

Chez les Oiseaux, on connaît une centaine d'hybrides sauvages, entre autres le Rackelhane, produit des deux Coqs de bruyère (le grand *Tetrao urogallus* et le petit *Lyrurus tetrix*), et de nombreux exemples chez les Palmipèdes et Gallinacés domestiques : Coq × Pintade ou l'inverse, Faisan × Poule, *Pavo cristatus* ou *nigripennis* × Poule cochinchinoise, *Pavo cristatus* × Pintade, Canard musqué × Cane ordinaire (l'hybride est le Mulard, objet d'une industrie dans le bassin de la Garonne). Ces hybrides sont le plus souvent des mâles ; les organes génitaux sont manifestement atrophiés, surtout les testicules dépourvus de spermatozoïdes, et parfois aussi les ovaires ; en corrélation avec cette atrophie, les caractères sexuels tardifs sont anormaux : l'hybride mâle Coq × Pintade n'a pas d'ergots ; l'hybride mâle Paon × Poule ne prend pas les longues plumes du Paon mâle ; les femelles hybrides des Tétras revêtent de bonne heure le plumage des mâles, comme les vieilles Faisanes qui ont cessé de pondre.

Parmi les Batraciens, les *Triton cristatus* et *marmoratus* donnent ensemble un hybride, le *T. Blasii,* connu à l'état de nature dans la région commune de leurs habitats (Anjou, Bretagne, Indre), mais toujours assez rare, sans doute parce que les œufs hybrides arrivent difficilement au terme de leur développement ; il paraît que le *Triton Blasii* est quelque peu fertile avec les formes parentes.

Helix nemoralis et *Helix hortensis,* qui vivent ensemble en beaucoup de stations, et sont si voisins l'un de l'autre que certains échantillons sont impossibles à déterminer, sont séparés sexuellement à l'état de nature, mais il est possible en captivité d'obtenir des hybrides, rares et difficiles à élever ; ces hybrides sont à peu près inféconds entre eux et avec les espèces parentes.

Enfin, chez les Insectes, on a obtenu en captivité divers hybrides entre des Smérinthes, des *Saturnia* (*pavonia, pyri, carpini* et *spini*), etc. ; au point de vue de la fertilité, les résultats varient : Standfuss a obtenu des hybrides fertiles de *Saturnia,* ce qui montre que l'isolement des espèces n'est pas complet ; on peut n'avoir que des mâles, stériles du reste, comme dans le croisement *Dilina tiliæ* ♂ × *Smerinthus ocellata* ♀ ; ou bien les hybrides peuvent s'accoupler entre eux et même pondre des œufs, mais ceux-ci, pour la plupart, n'éclosent pas, et les quelques chenilles qui en sortent meurent bientôt.

C. Un degré plus avancé d'amixie est celui où il n'y a même plus formation d'hybrides viables ; le développement peut commencer, aller plus ou moins loin, puis présente des anomalies, de la lenteur et aboutit rarement ; les expériences sont surtout faciles à réaliser avec des espèces qui se prêtent à la fécondation artificielle, telles que des Poissons osseux, des Batraciens et surtout des Échinodermes ; on a essayé les croisements les plus fantaisistes, qui ont parfois donné des résultats imprévus. Par exemple, *Rana temporaria* ♂ et *Rana arvalis* ♀, espèces morphologiquement très voisines, se

croisent facilement et les têtards ont pu être élevés jusqu'au stade Grenouille ; mais le croisement inverse ne donne pas de résultats, peut-être parce que les spermatozoïdes de *Rana temporaria* ont une tête fine qui peut pénétrer dans tous les œufs, tandis qu'il n'en est pas de même pour les spermatozoïdes d'autres espèces. Le Vairon (*Phoxinus lævis*) ♀ fécondé par *Cyprinus auratus* ♂ donne des hybrides qui éclosent, mais meurent le 11e et le 12e jour. Chez les Papillons, les formes les plus éloignées qui ont été croisées sont le *Saturnia pavonia* ♂ et *Graellsia Isabellæ* ♀ ; les œufs hybrides donnent des chenilles, mais celles-ci ne peuvent se transformer en imagos et meurent entre la 2e et la 3e mue.

Enfin, on a encore obtenu des débuts de développement, jusqu'à la segmentation ou la gastrulation, en fécondant des œufs de Grenouille (*Rana temporaria*) par du sperme de *Triton*, et des œufs d'Oursin par du sperme d'*Antedon*, c'est-à-dire en croisant des formes dont la parenté remonte au moins à la période paléozoïque.

D. Dans des cas sans nombre, quelles que soient les méthodes employées, accouplement naturel ou fécondation artificielle, il y a incompatibilité absolue entre les espèces, proches ou lointaines, et aucun début de développement. Il n'y a pas d'hybridation possible entre le Lièvre et le Lapin, non plus qu'entre le Mouton et la Chèvre ou le Taureau et la Jument ; les Léporides, les Chabins, les Jumarts, que l'on croyait être les hybrides de ces trois groupes d'espèces, sont inexistants.

On voit que l'isolement sexuel, cause première et nécessaire de la constitution des groupes qualifiés d'espèces, peut se réaliser par les processus les plus variés : d'abord et avant tout la séparation de fait, créée par un isolement géographique ou éthologique ; ensuite un isolement sur place, pour ainsi dire, qui peut tenir à une cause psychique ou mécanique aussi bien qu'à l'infécondité future ou immédiate ; ce dernier mode d'isolement peut être la suite d'une mutation dans les ins-

tincts, la taille, l'armature génitale, corrélative ou non à d'autres variations. On conçoit que l'observation ne peut pas renseigner sur l'apparition de cette mutation ; aussi il est possible qu'au sein d'une espèce bien définie il existe, sans que l'on s'en doute, des individus amixiques avec d'autres ou en voie de le devenir ; le fait est qu'il paraît bien y avoir, chez l'Homme et les animaux domestiques, des couples bien portants qui restent stériles, alors que le mâle et la femelle sont l'un et l'autre féconds avec d'autres partenaires ; mais il est bien difficile de le constater avec certitude.

PARALLÉLISME DES MUTATIONS ET DES CARACTÈRES SPÉCIFIQUES[1]

Si l'on accepte que les différences morphologiques (ou physiologiques) entre espèces sont de l'ordre des mutations, ce qui revient à dire que toute mutation, si faible, si insignifiante qu'elle soit, est une espèce naissante, il doit y avoir un parallélisme parfait entre les caractères spécifiques, même les plus singuliers, et les mutations qui apparaissent dans le sein des espèces. C'est en effet ce qui a lieu, et on peut dire qu'il n'y a pas de configuration bizarre, exceptionnelle, caractéristique d'espèce, qui ne soit connue à l'état de mutation forte chez des formes voisines. La réciproque n'est pas tout à fait vraie, car il y a des mutations extraordinaires (valse des Souris, pirouette des Pigeons culbutants, monstruosités), qui ne sont jamais devenues caractères d'espèces, ou pour autrement

1. Oiseaux : Häcker. Vererbungs-und variationstheoretische Einzelfragen. I. Über Transversionen (Überschläge) (*Zeit. f. indukt. Abstam. und Vererbungslehre*, 1, 1909, 461).

Echinodermes et Cœlentérés : Hargitt, Notes on some Hydromedusæ from the bay of Naples (*Mitth. zool. St. Neapel*, 16, 1904, voir p. 581). — Verrill, Remarkable development of Starfishes on the northwest America coast, etc. (*Amer. Natur.*, 43, 1909, 542).

Planaires : Hallez, Morphogénie générale et affinités des Turbellariés (*Tr. Mém. Facultés de Lille*, 2, 1892). — Bibliographie relative aux Planaires polypharyngées dans Wilhelmi, Tricladen (*Faune de Naples*, 1909) ; Nachtrag zur Mitteilung über die Polypharyngie der Tricladen (*Zool. Anz.*, 35, 1910, 311).

parler, il y a quantité d'espèces en puissance qui ne se sont jamais réalisées.

Couleurs. — Des traits de coloration sont d'une similitude frappante entre espèces et mutants : la Souris (*Mus musculus*) a une mutation à gros yeux noirs, à pelage gris et à ventre blanc, qui par ces caractères ressemble tellement à l'espèce voisine *Mus sylvaticus* qu'il faut avoir recours à des différences d'ordre numérique pour s'assurer de sa détermination ; chez les Mammifères et les Oiseaux, les espèces blanches, noires, jaunes, tachetées, etc., sont tellement comparables aux mutants albins, mélaniques, xanthiques, etc., qu'on ne compte plus le nombre de ces derniers qui ont été érigés à tort en espèces ; et de même qu'il y a des mutations itératives qui se répètent chez des espèces différentes, il y a dans des genres différents des espèces itératives ou convergentes, qui résultent de la fixation de mutations identiques.

L'anneau blanc du cou qui est un caractère spécifique de *Phasianus torquatus*, *Anas boschas* et *Emberiza schœniclus*, se retrouve à titre de variation chez *Phasianus colchicus, Turdus musicus, Fringilla cœlebs, Sturnus vulgaris*, *Perdrix perdrix, Anas crecca, Fuligula nyroca*. Les Coléoptères, les Papillons fourniraient de nombreux exemples analogues ; nous n'en citerons qu'un, celui de *Catocala nupta*, dont les ailes inférieures sont normalement d'un beau rouge ; il présente une aberration à ailes bleues, rappelant le caractère normal d'une espèce voisine, *Catocala fraxini*.

Mutation numérique (ou méristique). — Les Hydroméduses sont habituellement bâties sur le type 4 (4 canaux radiaux, 4 lèvres, 4 organes génitaux), mais elles présentent fréquemment des variations numériques, en plus, en moins, irrégulières ou parfaitement régulières ; on connaît une Méduse de Floride (*Pseudoclytia pentata*) qui a le plus souvent une symétrie pentamère ; à part ce caractère qui modifie profondément sa structure, elle ressemble tellement à *Epanthesis folleata*

tétramère, qu'il est probable que *Pseudoclytia* dérive de cette espèce ou d'une très voisine. De même l'Hydraire *Podocoryne carnea* qui dans l'Atlantique donne des Méduses à 8 tentacules, est représenté à Naples par une forme identique (*P. conchicola*) qui a des Méduses à 4 tentacules.

Il y a de nombreuses espèces d'Astéries dont le nombre de bras est supérieur au chiffre normal 5 (*Asterias tenuispina* à 6, 7, 8 bras, *Crossaster, Heliaster*, *Asterina cephea*, etc.); or il n'est pas douteux que c'est justement dans ce groupe d'Échinodermes que les *sports* à plus de 5 bras se présentent le plus fréquemment (*Asterias rubens* et *glacialis* à 6, 7, 8 et 9 bras; *Asterina gibbosa* à 6 bras, etc.). On a signalé assez souvent des Crinoïdes exceptionnels à symétrie tétramère, et il y a justement un Crinoïde du jurassique (*Tetracrinus moniliformis*) qui est normalement bâti sur le type 4, comme l'indique son nom.

Autres mutations fortes. — Nous avons parlé assez souvent de l'inversion chez les Gastropodes et les Poissons plats pour ne pas insister sur l'identité absolue des mutations et des caractères spécifiques d'inversion; des anomalies plus singulières encore trouvent leur parallèle à l'état de nature : s'il y a dans l'Inde une Antilope à quatre cornes (*Tetraceros quadricornis*), on connaît des Moutons qui possèdent ce caractère (surtout race barbarine, fig. 56); l'*Heterocephalus glaber*, Rongeur fouisseur d'Abyssinie, a la peau nue, à peu près dépourvue de poils, comme les Souris nues dites rhinocéros, et certains Chiens et Chevaux. On connaît des Pigeons à membrane natatoire entre les pattes, comme chez des Charadriiformes aquatiques, des Poules (Brahma) à pattes emplumées comme la Grouse, d'autres (Houdan) à plumet céphalique comme le *Cephalopterus*, des races (Poule soyeuse) ou des mutants isolés (*Gallinula chloropus*), dont les plumes sont dépourvues de barbules comme celles du Casoar et de l'Apteryx. La hernie céphalique du Casoar est tout à fait com-

parable à la proencéphalie de certaines Poules (Houdan, Crèvecœur, Padoue, Hollandaise); le *Loxia curvirostra* a

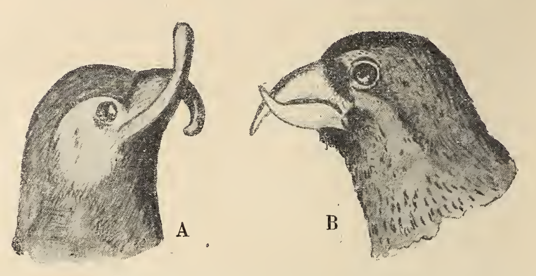


Fig. 98. — A, tête de Mésange (*Parus major*) présentant une anomalie du bec (d'après Parona); B, tête de Bec-croisé (*Loxia curvirostra*) montrant à l'état normal une conformation analogue.

normalement les deux branches du bec qui se croisent (fig. 98), caractère qui a été signalé comme variation chez une dizaine d'Oiseaux domestiques et sauvages.

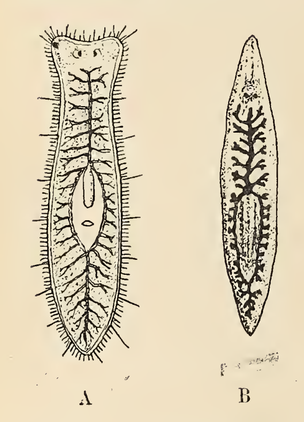


Fig. 99. — A, individu jeune de *Dendrocœlum lacteum*, montrant la fusion des deux branches postérieures de l'intestin (d'après Hallez, *Trav. Mém. Fac. Lille*, 2, 1892).
B, *Syncœlidium pellucidum*, Triclade présentant à l'état normal la même conformation (d'après Wilhelmi, *Triclades*, *Faune de Naples*, 1909).

Les Turbellariés du groupe des Triclades présentent deux exemples bien intéressants d' « espèces tératologiques », comme les appelle Hallez, c'est-à-dire de parallélisme entre des variations accidentelles et des états fixés. Chez ces animaux, l'intestin ramifié est, comme l'indique le nom du groupe, divisé en trois branches, une antérieure médiane et deux postérieures latérales; or, à titre d'anomalie, il n'est pas rare de constater la fusion des deux branches postérieures en une seule qui se place sur la ligne médiane, en arrière des organes d'accouplement (fig. 99); cette disposition est constante chez les espèces *Dendrocœlum Nausicaæ* des îles Ioniennes, et *Syn-*

cœlidium pellucidum, commensal sur les branchies de Limule (côte est de l'Amérique du Nord), et elle est caractéristique d'un autre groupe de Turbellariés, les Rhabdocœles Alloiocœles. D'autre part le pharynx est habituellement unique, mais

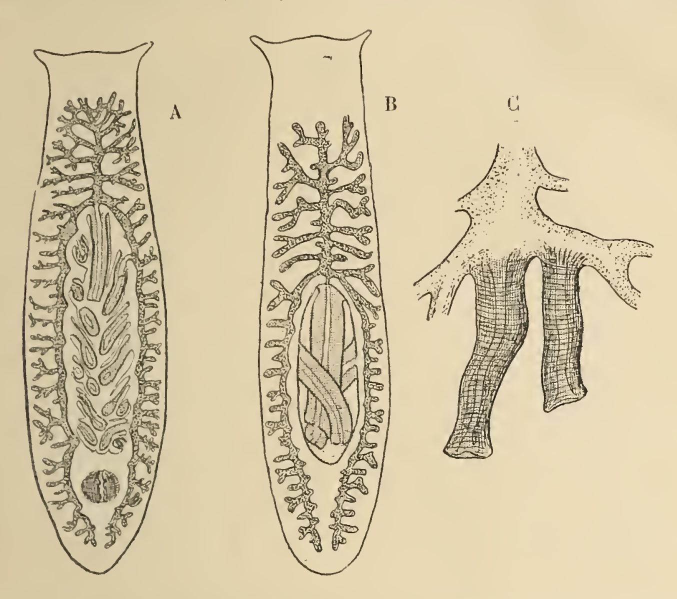


Fig. 100. — A, *Planaria montenigrina*, montrant ses nombreux pharynx ; B, *Planaria anophthalma*, individu à 3 pharynx (d'après Mrázek, *Sitzb. kön. Böhm. Ges. d. Wiss.*, 1903 et 1906).
C, 2 pharynx distincts et inégaux chez une *Planaria polychroa* adulte (d'après Hallez, *Trav. Mém. Fac.* Lille, 2, 1892).

des individus anormaux de diverses espèces peuvent présenter jusqu'à 2 et 3 pharynx correspondant à une seule bouche (fig. 100) : ce caractère est devenu constant chez un certain nombre d'espèces polypharyngées, *Phagocata gracilis* de Pennsylvanie et Massachusetts (une vingtaine de pharynx), *Planaria anophthalma* du Montenegro (3 pharynx, parfois 1 ou 2 seulement), *Planaria montenigrina* du Montenegro et de Bulgarie (de 5 à 30 pharynx, le nombre moyen variant suivant les localités), et *Planaria teratophila* du sud de l'Italie (11-15 et jusqu'à 17 pharynx). Il est presque sûr que ces trois dernières *Planaria* dérivent de l'espèce monopharyngée *Planaria alpina*,

qui quelquefois, en Istrie notamment, présente des individus à 2 ou 3 pharynx, et que *Phagocata* dérive de *Planaria Morgani* à un pharynx ; dans quelques localités, les deux formes cohabitent, et dans d'autres elles ont des habitats distincts.

ESPÈCES POLYMORPHES

Les espèces polymorphes, de grand intérêt au point de vue de la genèse des espèces, sont celles qui sont pour ainsi dire en train d'évoluer et de se segmenter en formes distinctes, soit que les mutations précèdent l'isolement et vivent avec la forme souche, soit que le caractère qui sépare la souche et l'espèce dérivée ait une telle simplicité que la filiation s'impose. Dans la première catégorie, on peut citer la vulgaire *Coccinella bipunctata* (2 points noirs sur le fond rouge des élytres) avec ses mutants *quadrimaculata* (4 taches rouges sur fond noir) et *sexpustulata* (6 taches rouges sur fond noir) que l'on trouve constamment mélangés au type (fig. 51) ; à la seconde catégorie appartiennent certaines Planaires polypharyngées et divers Gastropodes amphidromes, dont nous avons parlé plus haut.

Pour l'ordre, nous distinguerons trois sortes de polymorphisme : celui qui a trait à la forme (p. morphologique), celui qui est propre à un sexe (p. sexuel), et enfin celui où les différences portent surtout sur le mode de développement (p. pœcilogonique).

POLYMORPHISME MORPHOLOGIQUE [1]

Toutes les espèces qui présentent des mutations fortes ou faibles appartiennent à cette catégorie, et nous savons qu'elles sont légion. Nous ne retiendrons qu'un cas particulièrement curieux, mis en lumière par Bouvier, celui de Crevettes de la

1. Bordage, Mutation et régénération hypotypique chez certains Atyidés (*Bull. scient. France Belg.*, 43, 1909, 93). — Bouvier, Observations nouvelles sur les Crevettes de la famille des Atyidés (*Bull. scient. France Belg.*, 39, 1905, 57) ; Les Crevettes d'eau douce de la famille des Atyidés qui se trouvent dans l'île de Cuba (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 1909, 329).

famille des Atyidés, habitant l'eau douce des régions chaudes du globe (fig. 101). On a décrit deux genres, aussi bien séparés que les meilleurs genres de la systématique, *Atya* et *Ortmannia* : chez les *Atya*, les pinces qui terminent les deux premières paires de membres thoraciques ou chélipèdes sont fendues jusqu'à la base et divisées en deux doigts égaux munis d'un bouquet de très longs poils ; chez les *Ortmannia*, ces pinces ne sont pas fendues jusqu'à la base; le doigt mobile est inséré sur le bord supérieur du mors immobile, comme dans une pince de Homard ; il y a aussi des différences, probablement corrélatives, dans la forme du carpe, article qui supporte la pince. Or, dans un certain nombre de stations (Madagascar, îles Marianes, cours d'eau de la région montagneuse de la Réunion), on rencontre ensemble deux formes qui se ressemblent extrêmement, sauf les caractères rappelés plus haut, que l'on a appelées *Ortmannia Alluaudi* et *Atya serrata*, la première étant toujours plus abondante que la seconde. Or, dans ces localités, il paraît bien qu'*Ortmannia* est un hétérozygote entre les deux formes, les déterminants ortmanniens étant dominants, tandis qu'*Atya* est homozygote ; en effet, deux femelles d'*Ortmannia* ont donné naissance à 23 petits, dont 17 étaient du type ortmannien et 6 du type atyien (ce qui est une proportion mendélienne, 3 et 1), tandis

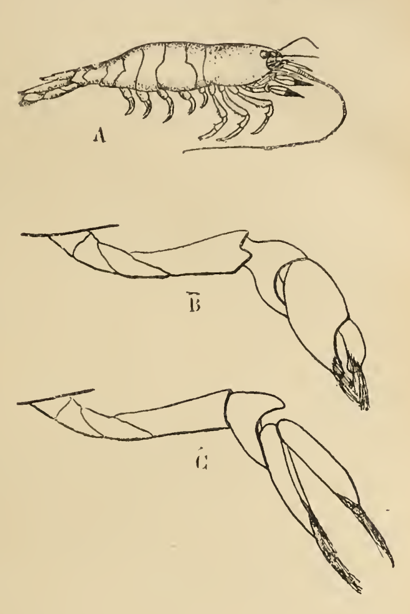


Fig. 101. — A, *Atya serrata* (île de la Réunion) ; B, patte de la 2e paire d'*Ortmannia Alluaudi* ; C, patte de la 2e paire d'*Atya serrata* (d'après Bouvier, *Bull. sc. France Belg.*, 39, 1905).

que deux femelles d'*Atya* ont eu 27 petits, tous du type *Atya*[1].

L'*Ortmannia Henshawi*, des îles Sandwich, cohabite également avec une mutation atyienne (*A. bisulcata*). Il est évident que ces deux espèces dimorphes sont en voie de segmentation et qu'elles forment pont entre les quatre *Ortmannia* pures de Cuba et de l'Amérique tropicale, auxquelles on ne connaît pas de mutation atyienne, et la douzaine d'espèces d'*Atya* pures (Antilles, Amérique, Afrique, archipel indien, îles du Pacifique) dont on ne connaît pas la souche ortmannienne; la plupart de ces dernières se distinguent maintenant des *Ortmannia*, en plus du caractère des pinces, par des formes lourdes et robustes, et un fort accroissement de la taille qui arrive à égaler celle d'une Écrevisse (*Atya gabonensis* a jusqu'à 14 centimètres de long); il semble que les *Atya*, une fois sorties du type ortmannien, ont présenté, indépendamment les unes des autres, une évolution parallèle.

POLYMORPHISME SEXUEL[2]

Nous rangeons sous ce chef des variations, presque spéciales aux Insectes et aux Crustacés, qui présentent la particularité de n'affecter qu'un seul sexe.

Polymorphisme du mâle (pœcilandrie)[3]. — Les Insectes mâles qui ont des appendices remarquables, caractéristiques de leur sexe, comme la grande corne frontale des *Oryctes*, *Dynastes*,

1. De quelques expériences dont il est permis de demander le renouvellement, il résulterait que les mâles d'*Atya* ne fécondent pas les femelles d'*Ortmannia* (Bordage); ce serait bien extraordinaire.

2. Bateson, *Materials for the study of variation*, London, 1894. — Lesne, La variation sexuelle chez les mâles de certains Coléoptères appartenant à la famille des Bostrychides. La pœcilandrie périodique (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 132, 1901, 847). — Smith (G.), High and low dimorphism, with an account of certain Tanaidæ of the Bay of Naples (*Mitth. zool. St. Neapel*, 17, 1905, 312).

Papillons polymorphes : Eimer, *Orthogenesis der Schmetterlinge*, Leipzig, 1897. — Bibliographie dans De Meijere, Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von Papilio Memnon (*Zeit. f. indukt. Abst. und Vererbungslehre*, 3, 1910, 161).

3. De ποικιλία, variété, et ἀνδρός, de mâle; symétrique de pœcilogynie (de γυναικός, de femelle).

Copris, etc., comme les mandibules des Lucanes ou les pinces abdominales des Forficules, présentent souvent un polymorphisme accentué (fig. 58 et 102) : les grands mâles (forme *major*) ont de grands appendices, tandis que les plus petits mâles (forme *minor*) en ont de beaucoup plus réduits que ne le comporte leur diminution de taille, de sorte qu'ils sont presque du type féminin ; tous les intermédiaires existent entre ces deux extrêmes. Les femelles, à part une fluctuation de taille qui paraît moins étendue que celle des mâles, sont constantes dans leurs caractères. On pourrait penser que cette variation des appendices mâles est un simple effet de la bonne ou mauvaise nutrition des larves, ce qui retentit sur la taille des adultes, mais il est probable que le phénomène est plus compliqué ; d'abord, comme nous l'avons dit plus haut, parce que la diminution des appendices est beaucoup plus rapide que la diminution de grandeur des individus, et ensuite parce que Bateson a montré, chez *Xylotrypes* et *Forficula*, que le polygone de fréquence avait deux sommets, ce qui semble indiquer que les mâles présentent deux mutations, chacune avec son oscillation ou sa fluctuation propre. Il est positif, du reste, qu'un Amphipode, *Orchestia Darwini*, a deux sortes de mâles, différant par leurs pinces antérieures, sans aucun intermédiaire ; chez des Tanaidés, il y a aussi de grands et de petits mâles, les premiers ayant leurs caractères sexuels hautement développés, les seconds différant peu des femelles.

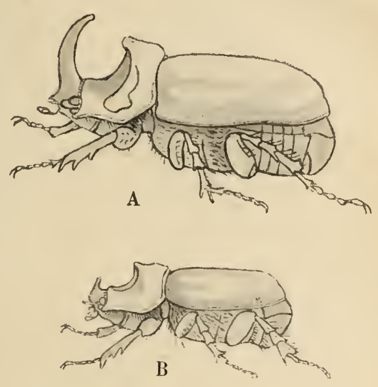


Fig. 102. — A, mâle *major* d'*Oryctes nasicornis* ; B, mâle *minor*.

Polymorphisme de la femelle (pœcilogynie). — C'est le cas le plus fréquent ; le thème habituel, c'est qu'il y a une sorte

de femelle qui ressemble beaucoup au mâle, et une autre sorte qui s'en éloigne considérablement, sans qu'on puisse invoquer, semble-t-il, une réapparition des caractères latents du sexe opposé, comme dans les cas de castration physiologique ou parasitaire; c'est beaucoup plutôt l'indice que l'espèce

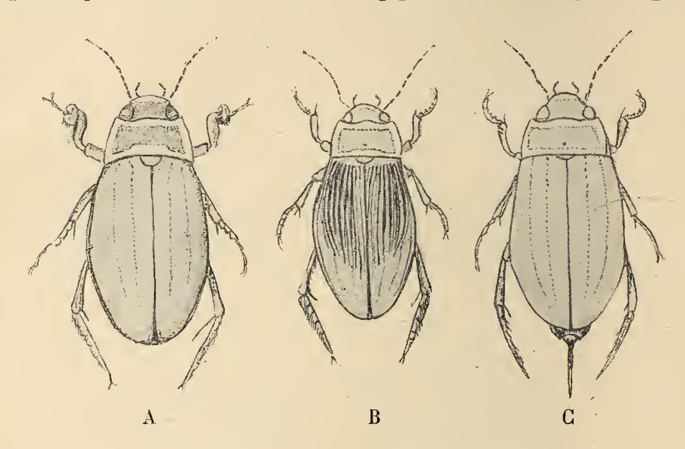


Fig. 103. — Polymorphisme sexuel de *Dytiscus marginalis* : A, mâle reconnaissable à ses élytres lisses et aux organes adhésifs des tarses antérieurs ; B, femelle normale, à élytres profondément sillonnées ; C, seconde femelle (variété *conformis*), semblable au mâle par ses élytres. Remarquer l'organe de ponte à l'extrémité de l'abdomen et les tarses antérieurs du type purement féminin.

est en voie d'évolution, l'une des femelles représentant une forme ancienne ou primitive, l'autre une forme nouvelle.

On sait que chez le *Dytiscus marginalis* de nos mares (fig. 103), les mâles ont des élytres lisses, tandis que les femelles ont des élytres cannelées (caractère qui a été regardé comme avantageux, en ce sens qu'il assure mieux la fixation du mâle lors de l'accouplement) ; or, on rencontre parfois, dans une population normale, des femelles bien constituées, toujours assez rares, qui ont des élytres lisses exactement pareilles à celles du mâle. Par contre, les femelles des espèces voisines, *Dytiscus circumcinctus* et *circumflexus*, ont normalement les élytres lisses, mais on peut rencontrer, très rarement, des exemplaires à élytres sillonnées, qui sont pour ainsi dire pro-

phétiques des femelles normales de *marginalis*. Aux deux extrémités de la série, se rangeront des Dytiscides à femelles rigoureusement constantes, soit à élytres lisses comme chez le mâle (*Cybister Rœseli*), soit à élytres sillonnées (*D. latissimus* et *disjunctus*). Le sens dans lequel a marché l'évolution dont nous venons d'indiquer les étapes n'est pas douteux ; ce sont les femelles lisses qui sont primitives, et les striées qui sont des mutants récents.

Un exemple tout à fait parallèle nous est fourni par nos *Lycæna* ; les Papillons mâles ont des ailes d'un beau bleu brillant, tandis que les femelles sont ternes et brunes : or, on a signalé quelquefois, surtout dans des régions favorisées, des femelles à ailes supérieures entièrement bleues comme celles du mâle (en particulier chez les *Lycæna adonis*, *corydon*, *alexis* [Algérie], *meleager*). Dans le Pas-de-Calais, pour le *Lycæna icarus*, c'est ce type de femelle bleue qui est plus fréquent que la femelle terne, contrairement à ce qui se produit ailleurs.

Chez les Hémiptères, il y a de nombreux cas (*Leptopterna*, *Phytocoris varipes*), où la femelle seule présente deux formes, l'une à grandes, l'autre à petites ailes (macroptère et brachyptère), la macroptère, plus ou moins semblable au mâle, étant la plus rare.

Enfin, chez des Papillons exotiques, le polymorphisme devient extraordinaire, sans doute par mélange de mutation et de choromorphisme ; l'espèce est visiblement en pleine transformation. Chez le *Papilio Memnon* de l'archipel malais (fig. 104), le mâle, de couleur sombre avec un peu de bleu métallique et à ailes arrondies sans appendices, est constant, tandis que la femelle varie dans les diverses îles, Bornéo, Java, Sumatra, etc. A Java, en particulier, il existe trois sortes de femelles, différant toutes du mâle ; la forme *Laomedon* est celle qui s'en éloigne le moins ; elle présente un léger semis de paillettes bleues qui rappellent celles plus abondantes du mâle ; les ailes inférieures, sombres, portent deux rangées de

taches plus foncées. La forme *Agenor* a les ailes inférieures largement marquées de blanc et orange et il n'y a plus d'écailles bleues; enfin, la forme *Achates* est du type blanc orangé, et les ailes inférieures présentent de grands appendices spatuli-



Fig. 104. — Polymorphisme sexuel du *Papilio Memnon* (Asie) : A, mâle ; B, ♀ *Agenor* ; C, ♀ *Achates* ; D, *Papilio Coon.*

formes qui manquent au mâle et aux autres femelles; cette forme *Achates* ressemble étonnamment à une autre espèce de *Papilio* des mêmes îles, qui n'est pas polymorphe, le *Papilio Coon.*

Que toutes ces formes si différentes appartiennent bien à l'unique espèce *Memnon*, on n'en peut douter; on les élève de chenilles identiques vivant sur les *Citrus*, et d'une ponte pro-

venant d'une femelle unique on peut obtenir le mâle et au moins deux sortes de femelles. Les croisements réalisés par Jacobson, bien qu'il y ait encore bien des points obscurs, montrent que le polymorphisme est dû à la coexistence de trois mutations mendéliennes, dont l'une (*Achates*) domine sûrement les deux autres, mais qui ne s'expriment que sous



Fig. 105. — *Papilio Dardanus* (Afrique), le mâle à gauche, la femelle à droite; en bas, le Nymphalide *Hypolimnas antedon* ♂ (Sierra-Leone) mimé (?) par la femelle de *Dardanus* (d'après Laloy, *Parasitisme et mutualisme dans la Nature*, 1906).

la forme femelle; il y a là sans doute une intervention du déterminant mâle, analogue à celle que nous avons reconnue chez l'*Abraxas lacticolor* (page 123).

Il y a encore beaucoup d'autres variétés de *Memnon*, se rapprochant plus ou moins des trois formes de Java, dans l'Inde, la Chine, le Japon, les îles Andaman; les unes sont sans doute des mutations et d'autres peuvent avoir la valeur de fluctuations choromorphiques.

Il est évident que *Papilio Memnon* est une espèce en pleine mutation; il est probable que le type primitif était spatulé comme *Papilio Coon*, et que seule la mutation *Achates* la représente: à Bornéo, cette forme manque, semble-t-il, soit

qu'elle ait été remplacée par substitution, soit que la colonie de Bornéo ait été fondée par les mutations plus modernes *Agenor* et *Laomedon*.

Le *Papilio Dardanus* (= *Merope*) d'Afrique (fig. 105) ne le cède pas au précédent ; le mâle a des ailes jaune soufre marquées de noir, avec appendices spatuliformes comme chez notre *Machaon* ; la femelle typique et commune (*hippocoon*) a des ailes sans appendices, à fond blanc et à zones noires étendues ; les femelles *cenea* et *trophonius* du Cap en sont des mutations de couleur, *cenea* paraissant dominer dans les croisements. En Abyssinie, il y a d'autres variétés de couleur, du reste rares, qui diffèrent du type *Dardanus*, non seulement par la teinte, mais aussi par les caractères des femelles : les femelles des variétés jaune soufre *Antinorii*, jaune orangé *Ruspinæ*, noire et blanche *niavioides*, ont des dessins analogues à ceux du mâle et des appendices spatuliformes, et sont peut-être primitives par rapport aux femelles sans appendices.

POLYMORPHISME PŒCILOGONIQUE

Giard (1891) a rassemblé sous le nom de *pœcilogonie* [1] des variations qui portent uniquement sur le mode ou la durée du développement larvaire sans toucher à la forme adulte. Le cas le plus typique est celui de la Crevette *Palæmonetes varians* (fig. 106) : aux environs de Naples et dans le Montenegro, le *Palæmonetes* vit dans l'eau douce, et la femelle porte des œufs nombreux et gros ($1^{mm},5$ de diamètre) d'où les

1. De ποιχιλία, variété, et γόνος, génération.

2. Revue du sujet : Giard, La Pœcilogonie (*Bull. scient. France Belg.*, 39, 1905, 153). — Palæmonetes : Barrois (Th.), Note sur le Palæmonetes varians (*Bull. Soc. Zool. France*, 11, 1886, 691) ; Coutière, Les Palæmonidæ des eaux douces de Madagascar (*Ann. Sc. nat.*, 8e sér., 12, 1901, 249) ; Mayer (P.), Carcinologische Mittheilungen (*Mitth. zool. St. Neapel*, 2, 1881, 197). — Musca : Cholodkovsky, Zur Frage über die biologischen Arten (*Biol. Centr.*, 28, 1908, voir p. 780). — Bibliographie complète du polymorphisme des Annélides dans Caullery et Mesnil, Les formes épitoques et l'évolution des Cirratuliens (*Ann. Univ. Lyon*, fasc. 39, 1898).

jeunes sortent sous une forme peu différente de l'état définitif; dans les autres pays d'Europe (France, Angleterre, Allemagne, Suède), le *Palæmonetes* vit parfois dans l'eau douce, mais le plus souvent dans l'eau saumâtre des estuaires ou dans la mer ; les femelles ont des œufs nombreux et petits, de 0mm,75 de diamètre, d'où sortent des larves Zoés, qui ont

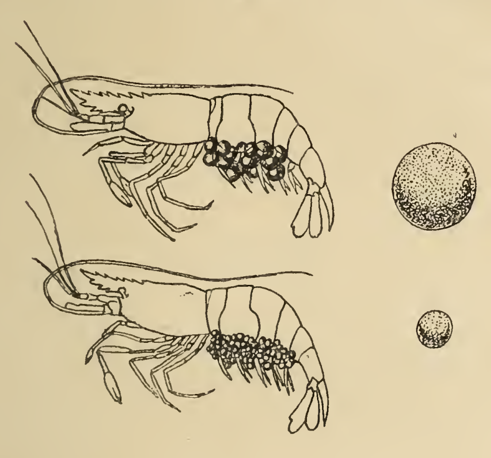


Fig. 106. — Pœcilogonie de *Palæmonetes varians* ; en haut, ♀ de la forme *macrogenitor* (Naples) ; en bas, ♀ de la forme *microgenitor* (Arcachon) ; les sphères placées à droite donnent une idée du volume relatif des œufs (imité de Giard).

beaucoup de transformations à subir avant de revêtir la forme Crevette. Et malgré cette grosse différence dans l'évolution, les *Palæmonetes* adultes sont identiques à eux-mêmes dans toutes les stations, à part de minimes variations dans les polygones de fréquence des dents rostrales.

Il y a encore d'autres cas chez des formes alliées : la *Caridina nilotica,* petite Crevette d'eau douce à grande répartition (de l'Algérie aux Célèbes), a dans la forme type de petits œufs ovoïdes mesurant 0mm,4 sur 0mm,2, tandis que la variété *paucipara* qui vit, soit mélangée avec le type à petits œufs (Natal), soit isolée (Madagascar, île Maurice), a de gros œufs peu nombreux, de 0mm,95 sur 0mm,55; dans d'autres stations africaines, il paraît y avoir quelques intermédiaires entre ces

deux extrêmes. Plusieurs espèces indo-malaises de *Palæmon* d'eau douce ont un développement abrégé (gros œufs), tandis que les formes correspondantes d'eau douce de Madagascar ont des œufs petits et nombreux. Enfin, les Alphéides présentent encore des phénomènes analogues : plusieurs espèces ont des femelles de deux sortes, vivant ensemble, les unes à petits œufs de 2/3 de millimètre, d'où sortent des Zoés, les autres à gros œufs de plus d'un millimètre, d'où sortent des formes mysidiennes peu différentes des adultes. Des Alphéides très voisins au point de vue morphologique, mais à habitats différents, se distinguent presque uniquement par ce caractère des œufs.

La mutation peut porter sur la durée du développement, sans affecter rien de visible : par exemple, la *Cicada septemdecim* des États-Unis qui vit dix-sept ans à l'état larvaire, tandis que sa race *tredecim* ne met que treize ans à parvenir à la forme imago (Riley) ; ce n'est pas une simple fluctuation de place, car les deux races existent côte à côte dans certaines régions.

Dans les exemples suivants, la séparation spécifique est mieux dessinée ; dans la Méditerranée, par $0^{m},50$ à 1 mètre de profondeur, on trouve fixé sur les pierres un Alcyonaire, *Clavularia petricola*, qui est vivipare comme il est de règle dans le groupe ; et dans la même localité, fixée sur les rhizomes de Posidonies, par 2 à 3 mètres de fond, une autre Clavulaire (*C. crassa*), qui diffère de la précédente en ce qu'elle est ovipare ; l'identité est complète au point de vue de tous les autres caractères, à cela près que *crassa* a des spicules moins épais que ceux de *petricola*.

Musca corvina est une Mouche coprophage qui, dans le nord et le centre de la Russie, est ovipare (24 œufs en moyenne), tandis que dans le sud (Crimée, Caucase), on trouve une Mouche identique, mais vivipare, qui donne naissance à des larves dont l'évolution est déjà fort avancée ; il y a identité parfaite entre les imagos des deux formes *ovipara* et *lar-*

vipara, les femelles seules différant par la constitution de l'appareil génital. Il est impossible de dire, de même que pour *Palæmonetes varians*, si la mutation a été antérieure à l'isolement géographique, ou si, au contraire, elle s'est produite après.

Enfin, nous rattacherons à la pœcilogonie le polymorphisme singulièrement compliqué de certains Annélides marins (*Nereis Dumerili*, *Dodecaceria concharum*) : chez *Nereis*, l'espèce, au lieu d'être monotype, comprend quatre séries d'individus qui ne sont pas séparables de par la morphologie externe : 1° des *Nereis* de 15 à 30 millimètres de long, à sexes séparés, dont les femelles déposent dans les tubes muqueux où elles habitent de gros œufs riches en vitellus, qui se développent sans métamorphoses ; 2° des *Nereis* de même taille, mais qui se transforment durant l'automne et l'hiver en petites *Heteronereis,* qui deviennent pélagiques en février-mars, et pondent à la surface de l'eau des œufs pauvres en vitellus, dont le développement aboutit à une larve trochophore ; 3° des *Nereis* plus grandes, de 55 à 65 millimètres de long, qui se transforment en juin-juillet en grandes Hétéronéréides, qui ne deviennent jamais pélagiques et pondent dans les tubes des œufs pauvres en vitellus ; 4° des *Nereis* hermaphrodites, abondantes dans certaines stations de la Manche et de la Méditerranée, qui sont ovipares, parfois même vivipares. Ces différentes formes sont-elles des lignées séparées, ou bien l'une d'elles, suivant les conditions d'existence, peut-elle se transformer en une autre ? On ne le sait pas, mais la première hypothèse est la plus vraisemblable.

RÉSUMÉ DES CHAPITRES RELATIFS A LA FORMATION DES ESPÈCES

Après cet exposé des faits, il semble que nous pouvons nous faire une conception claire de la formation des espèces. Pour qu'il y ait constitution d'espèce, il faut, comme nous l'avons

dit plus haut, qu'à l'amixie se superposent une ou plusieurs mutations morphologiques, soit qu'elles précèdent l'isolement, soit qu'elles coïncident avec lui, ou le suivent; il arrive souvent, au reste, que la mutation préalable facilite ou détermine l'amixie, ou que l'isolement favorise la production de mutations. Il peut donc y avoir de très nombreux modes de formation d'espèces, résultant des mille combinaisons possibles entre les processus d'isolement, les sortes de mutations, et les effets de la sélection et de la substitution. Pour une espèce donnée, après une étude approfondie de ses alliées, de sa géonémie et de son comportement, on peut indiquer avec quelque probabilité comment elle a pu se constituer, mais il serait imprudent de généraliser à une autre espèce, même très voisine.

En gros, il y a deux principaux modes de formation d'espèces : l'un dont le type nous est fourni par les espèces naissantes géographiques et éthologiques, où l'isolement précède la mutation, l'autre par les espèces polymorphes, où la mutation précède l'isolement. Comme nous l'avons déjà fait remarquer, l'isolement, par quelque procédé qu'il soit réalisé, est pour toutes sortes de raisons une cause de divergence; la colonie isolée est forcément soumise à des influences de milieu qui diffèrent, si peu que ce soit, de celles de la souche; elle présente des fluctuations nouvelles, voire même des mutations qui peuvent supplanter la forme primitive; la sélection, supprimant les individus les moins bien régulés dans le nouveau milieu, c'est-à-dire les lignées qui ne sont pas adaptables, agit pour délimiter un type moyen, plus ou moins distinct du type moyen de la souche.

On comprend non moins facilement comment l'espèce polymorphe peut donner naissance à des formes nouvelles : il y a sans doute des localités où le type primitif ne présente pas de mutations et reste pur, et d'autres où les mutants apparaissent; s'ils augmentent de nombre par l'action continue du stimulus externe qui les a produits, ils peuvent remplacer

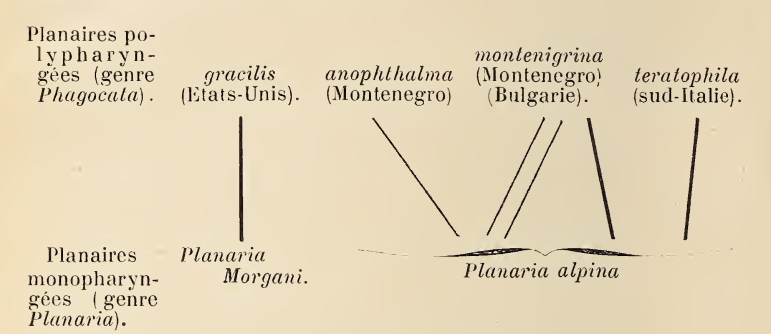
la souche par substitution, aidée ou non par la sélection du type le mieux doué ; enfin, dans le cas d'une extension de l'aire géographique, les mutants peuvent former des colonies pures séparées définitivement de l'espèce-mère.

Une espèce peut-elle avoir une origine multiple ? Ou en d'autres termes, une espèce nouvelle peut-elle se former en différents points de l'aire géographique de son espèce-souche? Cela doit être fort rare, car il faut supposer dans le passé et le présent une singulière identité dans les influences de milieu, mais il n'y a pas de raison pour que cela soit impossible, puisque, comme nous l'avons vu, une mutation définie peut se produire plusieurs fois, identique à elle même, d'une façon tout à fait indépendante ; dans le cas où une espèce dérivée ne diffère de l'espèce ancienne que par un caractère simple, on peut comprendre qu'elle ait plusieurs foyers de formation. Il paraît bien en être ainsi pour *Planaria montenigrina* (fig. 100, A), qui diffère de sa souche *alpina* uniquement par la multiplicité des pharynx : la forme dérivée, qui vit dans des sources froides de montagnes, a été trouvée dans des localités qui sont assez éloignées et de rapports assez difficiles pour qu'il n'y ait pas lieu de penser à un peuplement par dissémination passive : elle est connue dans le nord du Montenegro, puis dans la région Est (dans ces deux stations, *montenigrina* a jusqu'à 14 pharynx), et enfin en Bulgarie, où elle diffère quelque peu des formes monténégrines (elle a jusqu'à 30 pharynx). Chez les Insectes, il y a assurément nombre de variétés (mutations ou fluctuations choromorphiques ?) qui ont apparu indépendamment dans des localités séparées.

Mais si l'origine multiple d'une espèce est un phénomène rare ou douteux, il n'en est pas de même pour ce que nous appelons le genre, création artificielle s'il en fut. Comme l'a parfaitement montré Bouvier pour les Crevettes d'eau douce, il y a des espèces séparées qui ont le même mode de réaction, ce qu'on peut appeler le même potentiel évolutif, et elles sont la souche de formes indépendantes que les taxinomistes

peuvent réunir dans un même genre (les *Atya* dérivées de diverses *Ortmannia*, par exemple).

Le diagramme ci-contre traduit d'une façon graphique l'origine multiple d'une espèce et d'un genre, si l'on caractérisait le genre *Phagocata*, comme l'ont fait plusieurs auteurs, par la multiplicité des pharynx.



LE PEUPLEMENT DES PLACES VIDES ET L'ORIGINE DES ADAPTATIONS

J'entends par *place vide dans la Nature* un milieu nouveau, susceptible d'être habité, qui se crée en un point donné par suite de circonstances cosmiques, ou qui résulte d'interventions humaines. Une île volcanique qui surgit du sein des mers, des eaux thermales, des eaux résiduelles de salines qui, déversées à l'air libre, forment des mares salées en plein continent, constituent des places vides, dont on peut connaître l'époque d'apparition, de même que des galeries de mines ou des conduites d'eau de ville. Des plantes exotiques, introduites à l'état de graines ou de boutures et acclimatées dans notre pays, réalisent un milieu nouveau apte à héberger toutes sortes d'autres êtres. Comme ces places vides sont forcément azoïques lors de leur apparition, on est dans de bonnes conditions pour étudier leur peuplement.

Or, comme nous l'avons vu dans les chapitres qui ont été consacrés aux mares salées continentales, aux conduites d'eau

de ville, aux caves, aux galeries de mines, etc., ces différents milieux se peuplent assez rapidement après leur création ; les plantes exotiques introduites ne restent pas longtemps sans être attaquées par des Insectes ; les eaux thermales, le vinaigre même ont leurs habitants. Dans tous les cas, le peuplement est opéré par les animaux du milieu analogue le plus voisin, mais seulement par les espèces ou les génotypes capables de gagner la place vide par l'effet de leurs tropismes et pathies, capables de s'habituer à ses conditions spéciales et de s'y multiplier.

En somme, il y a *filtrage* de la faune avoisinante. Cela est tellement évident qu'on peut généraliser : de tout temps, les places vides ont été peuplées par certaines espèces des faunes préexistantes, les régions abyssales par des animaux de profondeur moyenne, l'eau saumâtre par des formes marines littorales, l'eau douce par des habitants d'eau saumâtre, les marais par des espèces d'eau douce peu profonde, la terre humide par des types de marécages ou des animaux tout à fait littoraux, la mousse, les profondeurs de la terre et la terre sèche par des espèces de terre humide, les cavernes par des formes endogées ou ennemies de la lumière, etc.

D'autre part, quand on examine les espèces vivant dans les places vides qui se sont peuplées de nos jours, on constate qu'elles y sont *adaptées*, c'est-à-dire qu'elles possèdent les organes ou les propriétés adéquats aux conditions par lesquelles le milieu nouveau diffère de celui qu'elles viennent de quitter ; ainsi les Épinoches des mares salées de Lorraine résistent parfaitement aux changements de salure de l'eau qu'elles habitent, si bien qu'on peut les faire passer *subitement* de l'eau douce dans l'eau sursalée, et vice versâ, sans que ces Poissons en paraissent affectés ; les *Dreissensia* des conduites d'eau ont une coquille d'un certain galbe et un byssus d'une grande solidité qui leur permettent de résister aux violents courants de chasse ; les habitants des galeries de mines prospèrent avec les maigres aliments des boisages.

dans l'humidité continuelle et l'obscurité absolue ; la faunule des eaux chaudes, celle des cuves à vinaigre, vivent dans des conditions mortelles pour la plupart des êtres. Au fond, c'est un truisme, comme disent les Anglais; si ces espèces n'avaient pas eu ces adaptations, elles n'auraient pas pu peupler les places vides ; ce sont ces adaptations qui leur ont permis de passer à travers les mailles du filtre, qui arrête toutes les formes qui ne les possèdent pas. Et assurément ces adaptations existaient potentiellement avant le peuplement des places vides : la propriété d'euryhalinité, qui permet à des animaux d'eau douce de peupler les milieux les plus anormaux, est évidemment une propriété générale, liée à la constitution intime des espèces, de sorte qu'elles peuvent résister d'une façon inattendue à des corps nouveaux pour elles ; l'Épinoche, qui passe facilement dans l'eau salée, vit aussi dans de l'eau glycérinée, dans une solution de sucre à 10 p. 100 (Siedlecki) ; l'*Artemia salina* supporte pendant une heure l'acide picro-sulfurique concentré, habituellement employé comme fixateur (P. Mayer) ; des larves d'*Ephydra gracilis* ont été gardées vivantes pendant dix jours dans du formol à 3 p. 100[1] ! De même la *Dreissensia*, coquille d'eau saumâtre, avait déjà son robuste byssus excédant ses besoins avant de remonter le courant des fleuves et de pénétrer dans les conduites d'eau ; le *Lecanium* du Cornouiller possédait en puissance la faculté de prospérer sur le Robinier, la Glycine et le Kaki, avant qu'il fût question d'en introduire en Europe ; et nous avons vu que les caractères les plus manifestes des cavernicoles, décoloration, microphthalmie ou perte des yeux, se rencontrent chez nombre de petits animaux obscuricoles, vivant dans la mousse, sous les pierres ou dans les fentes du sol. Il découle de ces considérations une conséquence capitale : *une adaptation suffisante est nécessairement antérieure*

1. Mayer (P.), *Mitth. zool. Stat. Neapel*, 2, 1881 (note p. 2). — Siedlecki, Sur la résistance des Epinoches aux changements de la pression osmotique du milieu ambiant (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 137, 1903, 469). — Whiting, Remarkable vitality (*Amer. Natur.*, 31, 1897, 452).

à l'installation dans la place vide. Et comme de tout temps les places vides ont été peuplées par des formes préalablement adaptées aux conditions spéciales de celles-ci, il en résulte qu'*il n'y a pas de lien causal entre l'adaptation suffisante à un milieu et les conditions de ce milieu.* Comme le dit très justement Davenport (*The animal ecology of the Cold Spring sand spit*, 1903, p. 19) : « La théorie de l'adaptation généralement acceptée est celle de Darwin et de Wallace, qui admettent qu'une espèce adoptant un nouvel habitat acquiert l'aptitude à cet habitat par la mort des individus qui naissent les moins aptes. On peut imaginer une théorie fondamentalement différente, à savoir que la structure existe d'abord et que l'espèce cherche ou rencontre le milieu qui répond à sa constitution particulière. Le résultat adaptatif n'est pas dû à une sélection de structure adéquate à un milieu donné, mais, au contraire, au choix d'un milieu répondant à une structure donnée. »

LES CARACTÈRES PRÉADAPTATIFS

Dans l'étude des milieux, nous avons montré par maints exemples que les caractéristiques ou adaptations particulières d'une certaine association faunique se retrouvaient chez des animaux du milieu le plus voisin, à l'état de *caractères préadaptatifs* ou *prophétiques*, qui ne leur sont pas visiblement utiles ou du moins dépassent leurs besoins ; c'était démontrer qu'il n'y a pas de lien causal entre une adaptation à un milieu déterminé et les conditions de ce milieu. Nous avons signalé ainsi des cas de préadaptation à la vie abyssale (page 290), à la vie en eau douce (page 306), à la vie terrestre (page 327), à la vie en milieu souterrain (page 362). Nous ne parlerons ici que de caractères préadaptatifs que nous n'avons pas eu encore l'occasion de mentionner.

Préadaptations nutritives. — La possibilité de se nourrir d'aliments variés est une préadaptation à changer totalement

de régime, et permet l'occupation de places vides, c'est-à-dire un changement complet de mode de vie. On connaît de très nombreux exemples de cette polyphagie ou *allotrophie*[1] potentielle : *Pieris brassicæ*, la commune chenille du Chou, se nourrit habituellement de Crucifères cultivées ou sauvages, mais elle peut adopter d'autres plantes nourricières, notamment une Capparidée, le Câprier (*Capparis spinosa*) ; je l'ai vue délaisser des Choux pour se porter sur une Papavéracée de Californie (*Romneya Coulteri*) introduite dans un jardin. Le Sphinx tête-de-mort (*Acherontia atropos*) n'est pas moins polyphage : la chenille ravage l'Olivier en Algérie, vit en Europe sur le Lilas et le Jasmin (*Philadelphus coronarius*) où elle acquiert parfois une livrée spéciale, d'un brun feuille morte avec bandes et taches d'un noir verdâtre ; on la trouve surtout sur les Solanées indigènes ou introduites, le Lyciet (*Lycium barbarum*) qui lui donne, paraît-il, une teinte noirâtre, le *Datura stramonium*, l'Alkékenge, la Douce-amère (*Solanum dulcamara*), la Tomate, la Pomme de terre ; en 1853, en Allemagne, les chenilles d'*Acherontia* se portèrent exclusivement sur les pieds de Tabac (*Nicotiana tabacum*) et en détruisirent un grand nombre. Actuellement la larve de ce Sphingide, qui est d'origine africaine ou indo-malaise, est en Europe adaptée spécialement à la Pomme de terre, qui vient de l'Amérique du Sud, et a été introduite en Espagne et Portugal entre 1535 et 1585.

Il y a mieux encore comme allotrophie : la larve d'une Mouche vivipare, *Anthomya cilicrura*, qui est répandue dans le monde entier, est tantôt végétarienne (plantes potagères altérées : Oignons, Asperge, etc.) et tantôt parasite les œufs d'Acridiens dont elle détruit un nombre énorme. De même, la larve du *Silpha opaca*, qui se nourrit de détritus végétaux, peut-être aussi de cadavres et de chenilles, s'est attaquée depuis 1844, en France et en Irlande, à la Betterave cultivée dont elle dévore les jeunes feuilles à mesure qu'elles poussent.

1. Mot proposé par Giard, de ἄλλος, tout, et τροφή, nourriture.

Le bec des Oiseaux, qui paraît étroitement adapté à une nourriture déterminée, peut parfois être très convenable pour un régime différent : ainsi le bec des Perroquets, recourbé et tranchant, est préadapté à un régime carnivore, car le *Nestor notabilis* des hautes montagnes de la Nouvelle-Zélande, d'abord insectivore et frugivore, a pu devenir un Oiseau carnassier quelque temps après l'introduction des Moutons ; depuis 1868, il attaque les Moutons vivants et en dévore la chair, et ses ravages sont en tout comparables à ceux de l'Oiseau de proie le plus typique ; il tue aussi des Lapins et on l'a même vu attaquer un Cheval. Un autre *Nestor* de Nouvelle-Zélande (*N. meridionalis*) n'a pas présenté cette évolution et est resté frugivore.

Enfin l'immunité préalable contre certains poisons animaux est évidemment une préadaptation nécessaire à se nourrir des êtres qui les fabriquent : on sait que plusieurs Mammifères sont naturellement immuns contre le venin des Serpents, par exemple le Lérot (*Eliomys quercinus*) et le Hérisson ; de même les Serpents de nos pays, qui dévorent fréquemment des Batraciens, sont immuns contre le poison des Salamandres, parce qu'ils renferment dans leurs tissus une échidnotoxine antagoniste à la salamandrine. Il n'est pas douteux que les produits chimiques repoussants que fabriquent nombre d'Insectes (la cantharidine des Vésicants, la quinone des Iules, l'aldéhyde salicylique de l'*Aromia moschata*, l'iode des *Paussus*), et qui peuvent avoir pour eux un effet protecteur vis-à-vis de leurs ennemis naturels, se sont développés sans relation causale avec leur utilisation, et sont aussi des préadaptations défensives.

On voit que parmi les caractéristiques des faunes, il en est pour l'origine desquelles il n'y a pas lieu de chercher une explication causale : *les adaptations nécessaires et suffisantes ont apparu indépendamment des milieux*, soit qu'elles existassent auparavant à l'état de propriétés potentielles qui n'ont pris une importance décisive que lorsqu'elles ont permis à

leurs possesseurs d'occuper des places vides (euryhalinité, eurythermie, polyphagie), soit qu'elles résultassent d'un changement simplement physiologique d'organes aptes à fonctionner dans des conditions très différentes des normales (flotteurs devenant des poumons, lames branchiales de Crustacés capables de fonctionner comme appareil respiratoire aérien, ailes d'Insectes et d'Oiseaux fonctionnant dans l'eau comme nageoires, etc.) ; on peut dire, dans ce cas, que *le besoin et l'organe créent la fonction* ; dans l'individu, le fonctionnement modifie au mieux l'organe par l'effet adaptatif de l'usage, et enfin la sélection intervient pour éliminer les lignées qui se plient mal aux nouvelles conditions.

Cela nous conduit à une explication partielle de l'évolution, indépendante de toute idée théorique ; un facteur capital de changement a été l'occupation de places vides. De tout temps, il s'est présenté des espèces qui, vivant dans un milieu donné, étaient capables de peupler une place vide voisine, peu différente, étant *par hasard* adéquates aux conditions de celle-ci, de par la réunion *fortuite* de caractères préadaptés ; chaque forme émigrante, de par son passage dans la place vide, a été soustraite à la concurrence du groupe dont elle dérivait ; elle a pu alors se multiplier sans encombre, circonstance éminemment favorable à la production de mutations nouvelles. Il paraît bien que l'apparition de plusieurs grandes classes du Règne animal a suivi l'occupation d'une place ou tout à fait inoccupée, ou peuplée par des groupes inférieurs ne pouvant empêcher l'envahissement ; on conçoit qu'un animal plus ou moins voisin des Limules vivant sur le bord de la mer, ait pu être l'origine, par transformation des branchies en poumons, de la souche des Scorpions, qui ont d'abord séjourné sur les plages, puis ont gagné peu à peu les lieux secs. Des Poissons d'eau peu profonde ont donné naissance aux Batraciens, capables de vivre dans des endroits simplement humides, grâce à la respiration aérienne et à des membres marcheurs ; de ceux-ci sont sortis les Reptiles, qui ont occupé les régions

sèches où ils n'ont trouvé devant eux que des Arthropodes de petite taille qui leur ont servi de nourriture; la peau dure, les doigts armés d'ongles, la fécondation interne, et les gros œufs à développement direct dispensant de la phase aquatique, ont été les préadaptations nécessaires au changement d'habitat; les Oiseaux, issus de Reptiles à parachute, ont peuplé le domaine inoccupé de l'air; par contre, les Mammifères, issus de Reptiles primitifs, ont trouvé la surface terrestre occupée par ces derniers et ont dû les refouler. N'est-ce pas une différence dans l'habitat qui a séparé les Oligochètes, d'eau saumâtre et douce, de leurs alliés les Polychètes marins?

Autrefois, lorsqu'il y avait beaucoup de places vides, l'eau douce, les marais, la terre ferme, les fentes du sol et les cavernes, les régions polaires, la mousse, l'air, etc., il y avait chances d'apparition de nouvelles espèces et de nouveaux groupes: mais maintenant, les mutations ont de moins en moins la possibilité de trouver une place vacante parmi le concert des êtres solidarisés qui peuplent actuellement la terre. L'évolution n'est pas arrêtée, car il reste toujours des places à occuper, et il est toujours possible qu'il se constitue un nouveau type organique qui refoule d'anciens groupes moins perfectionnés, mais elle est au moins extrêmement ralentie.

On comprend également que l'évolution ait été progressive dans l'ensemble, et qu'il y ait une échelle animale dans un sens qui n'est pas seulement métaphorique; c'est le résultat de la concurrence pour l'occupation des milieux. Il n'y aurait pas eu de Reptiles si, dès le début de leur passage sur le sol ferme, ils n'avaient eu une telle supériorité de taille sur les Insectes, premiers occupants, que toute lutte entre eux était impossible; il n'y aurait pas eu de Mammifères s'ils n'avaient présenté à l'origine des caractères tels (œufs à développement intra-utérin, protection maternelle, température constante) qu'ils ont pu refouler et détruire les Reptiles qui tenaient la place; il n'y aurait pas eu d'Hommes si leur supériorité céré-

brale ne leur avait permis de se tailler un domaine aux dépens de la faune antérieure.

FAUNES SUBSTITUTIVES

Le mode de peuplement des places vides nous permet de comprendre l'existence de *faunes substitutives*, dans des milieux très éloignés géographiquement, mais présentant des conditions semblables ; ils offrent les mêmes places à prendre, et au cours des âges, il s'est trouvé des formes adaptées pour les occuper ; de sorte que les combinaisons fauniques qui s'établissent indépendamment dans des milieux analogues présentent forcément de grandes analogies.

Par exemple, nous pouvons comparer la faune des sables vaseux d'Arcachon avec celle que Davenport[1] a étudiée sur un banc de sable vaseux qui coupe la baie Cold Spring Harbor (Long Island), en face de New-York. L'aspect général des deux faunes est très analogue, bien que presque tous les détails diffèrent. A Arcachon, la berge sableuse (zone sub-terrestre) présente le commun *Talitrus saltator* et un peu plus haut l'*Orchestia gammarellus*, accompagné par un Insecte au vol rapide, *Cicindela maritima* ; à Cold Spring Harbor, on trouve au même niveau *Orchestia platensis* et une espèce plus grande, *Talorchestia longicornis*, se nourrissant des débris animaux et végétaux, ainsi que *Cicindela repanda*. Dans la région boueuse submergée, on rencontre des bivalves, entre autres *Ensis americana*, *Liocardium*, *Pecten* ; l'*Ostrea virginiana* semi-domestique est attaquée par des Gastropodes qui perforent sa coquille (*Urosalpinx cinerea*) ; puis viennent des nettoyeurs, Crabes (*Libinia*, *Panopeus*) et Pagures (*Eupagurus*), un Gastropode omnivore (*Nassa obsoleta*) ; enfoncés dans le sable vaseux, des Actinies (*Sagartia*), des Annélides et Némertes, des Crustacés (*Gebia affinis*), etc. Tout cela est

1. Davenport, The animal ecology of the Cold Spring sand spit, with remarks on the theory of adaptation (*The decennial Publications, Univ. of Chicago*, 10, 1903).

représenté à Arcachon par une faune substitutive, présentant la même coordination : c'est *Nassa reticulata*, *Carcinus mœnas*, *Eupagurus Bernhardus* qui dévorent les cadavres, c'est le *Murex erinaceus* qui troue la coquille de l'*Ostrea edulis*; l'*Ensis siliqua*, le *Cardium edule*, la *Gebia stellata* tiennent exactement la place de leurs substituts américains.

Les Toucans de l'Amérique du Sud sont des substitutifs des *Buceros* des forêts malaises, appartenant à une famille toute différente : les uns et les autres se nourrissent de fruits, qu'ils cueillent du bout de leur énorme bec et avalent entiers ; les *Nectarinia* de Ceylan, par leurs vives couleurs, leur petite taille et leurs mœurs, jouent dans le vieux Monde le rôle des Colibris du nouveau. D'une façon plus générale encore, les Marsupiaux d'Australie et l'ensemble des Mammifères des autres pays forment deux séries parallèles et substitutives : il y a des Marsupiaux herbivores (Kangurous) qui tiennent la place des Ruminants et ont atteint au quaternaire la taille du Cheval et du Rhinocéros, des Rongeurs (*Phascolomys*), une sorte de Taupe (*Notoryctes*), des Insectivores (*Phascologale*), un Fourmilier (*Myrmecobius*), des Carnassiers remplaçant le Loup (*Thylacinus*), un Marsupial à parachute (*Petauroïdes*), des frugivores (*Phalanger*), un arboricole à facies de Paresseux (*Phascolarctos*), etc.

Enfin, le peuplement de la terre ferme nous offre un exemple de faunes substitutives qui cette fois, s'étant succédé dans le temps, se sont partiellement refoulées ; il y a eu au permien une ère batracienne, c'est-à-dire une période d'extension et de différenciation des Batraciens, au jurassique une ère reptilienne, au crétacé et au tertiaire une ère mammalienne ; les Reptiles, puis les Mammifères n'ont laissé subsister des groupes antérieurs que des formes de petite taille, garanties par des habitats spéciaux.

L'ÉVOLUTION, TELLE QU'ELLE APPARAIT EN PALÉONTOLOGIE

Le paléontologiste est placé, en ce qui concerne l'évolution, dans de toutes autres conditions que le biologiste ; celui-ci ne peut l'étudier que durant la durée d'une ou plusieurs vies d'hommes, tandis que celui-là suit le sort d'une espèce pendant un temps considérable ; le paléontologiste, mal rensei-

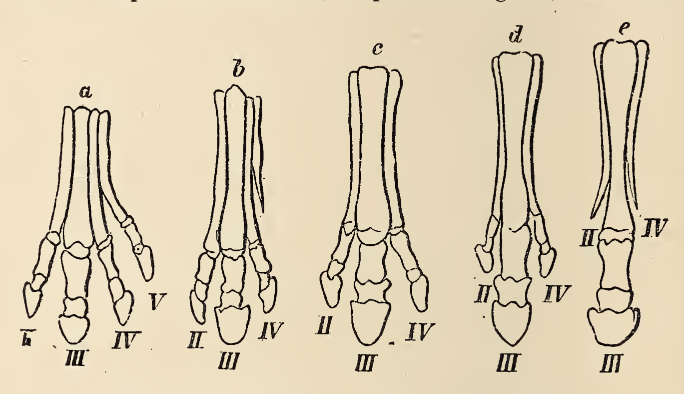


Fig. 107. — Pattes antérieures de la série orthogénétique des Equidés dans l'Amérique du Nord : *a*, *Orohippus* ; *b*, *Mesohippus* ; *c*, *Miohippus* ; *d*, *Protohippus* ; *e*, *Equus* (d'après Schmidt, *Les Mammifères et leurs ancêtres géologiques*).

gné sur les variations dans l'espace, est seul frappé par la variation dans le temps.

Lorsqu'on étudie des groupes bien définis, en cherchant à établir la filiation des formes, ou bien lorsqu'on suit une espèce dans des niveaux géologiques successifs, on est frappé par l'existence de séries dont les membres se suivent dans un ordre régulier, les caractères marchant les uns dans un sens de complication que l'on qualifie de progressif, les autres dans un sens régressif ou de simplification ; jadis ce fut l'un des arguments les plus puissants que l'on invoqua en faveur du transformisme. Cette variation définie, observée sur une même espèce ou sur un groupe d'espèces dans des niveaux succes-

sifs qui correspondent certainement à un nombre énorme d'années, constitue ce qu'on appelle la *rectigradation* ou *orthogénèse*[1].

Un exemple classique est celui des pieds des Chevaux, dont on peut suivre l'évolution dans le tertiaire d'Amérique

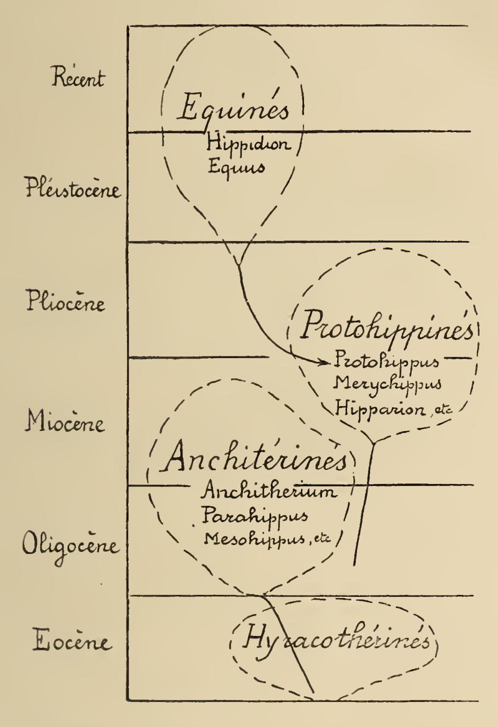


Fig. 108. — Diagramme de la généalogie du Cheval (imité de Gidley, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 23, 1907).

(fig. 107 et 108) : à l'éocène, le groupe des Hyracothérinés a aux pieds de devant 4 doigts (le pouce a disparu) et en arrière 3 seulement, le dernier (doigt V) étant rudimentaire ; à l'oligocène, les Anchithérinés, qui dérivent probablement des précédents, ont 3 doigts touchant le sol à chaque patte ; en avant il y a encore un vestige du doigt V. Ces deux groupes ont des

1. Mot de Haacke (*Gestaltung und Vererbung*, 1893), de ὀρθός, droit, et γένεσις, génération.

dents à courte couronne. — Au miocène, apparaissent les Protohippinés dont l'origine est incertaine et qui sont séparés des formes antérieures par un hiatus; ils ont encore 3 doigts à chaque patte, mais les latéraux ne touchent pas le sol; en avant, il y a des nodules osseux, vestiges des doigts I et V. Enfin, lorsque le pliocène va se terminer, on trouve les Équinés, qui descendent de quelque *Protohippus*; ils ont un doigt fonctionnel à chaque pied, les doigts II et IV étant

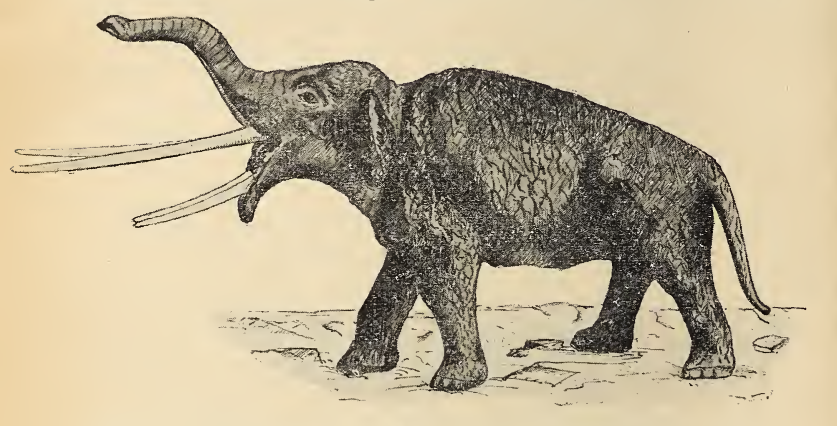


Fig. 109. — Reconstitution du *Mastodon angustidens* (miocène moyen).

représentés par des rudiments. Protohippinés et Équinés ont des dents à longue couronne.

Une autre série orthogénétique, plus précise encore que la précédente, est celle des Mastodontes : dans l'oligocène moyen du désert libyque, on a découvert le *Paleomastodon Beadnelli*, qui avait la taille d'un petit Rhinocéros, avec un crâne allongé, des défenses supérieures et inférieures assez petites et sans doute une courte trompe comme celle d'un Tapir. Dans le miocène moyen, *Mastodon angustidens* (fig. 109), précédé par une mutation *pygmœus* dans le miocène inférieur, est de stature peu élevée; il a aussi quatre défenses presque droites, deux longues en haut, deux un peu plus courtes en bas qui s'usaient par frottement contre les défenses supérieures, et étaient assez rapprochées pour ne pas laisser passer la trompe

entre elles. Le gigantesque *Mastodon longirostris* est du miocène supérieur ; les défenses supérieures restent très longues, mais les inférieures sont réduites et font à peine une saillie de 0m,50 en dehors de la mandibule ; la trompe était probablement oblique. Enfin, *Mastodon arvernensis* du pliocène est identique au précédent, à cela près que les défenses inférieures ont disparu et que la trompe était verticale, ce qui lui donnait un aspect d'Éléphant. Puis les Mastodontes s'éteignent. Notons encore que dans ce rameau, les molaires se modifient sérialement comme les autres caractères.

On a établi encore des séries avec les bois des Cervidés, avec des Ammonites, avec les Paludines de Slavonie (fig. 63) et les Planorbes de Steinheim (fig. 62), dont nous avons parlé à propos de la variation de place. Dans toutes ces orthogénèses, les formes qui se succèdent diffèrent peu à peu l'une de l'autre, et il y a une difficulté inextricable, quand on possède des documents assez complets, à établir des coupures dans ces rameaux phylétiques.

L'évolution sériale ne se fait pas sans ordre, en zigzag ; elle obéit à des lois; l'une d'elles est la *loi de l'irréversibilité* (Dollo) : quand un organe a évolué dans un sens régressif, il est impossible, semble-t-il, que plus tard l'évolution reprenne en sens inverse : le Cheval, qui n'a plus les doigts latéraux de ses ancêtres tertiaires, ne donnera jamais naissance à un descendant tridactyle ; les Cétacés qui ont perdu, ou peu s'en faut, leurs membres postérieurs, n'auront jamais de descendants chez lesquels ils reparaîtront. Inversement, puisque l'Homme a 5 doigts, il est certain qu'il en a été de même dans toute la série de ses ancêtres ; aucun des Vertébrés à nombre moindre que 5 ne peut compter dans sa lignée.

Mais une régression peut très bien succéder à une progression ; par exemple, dans la craie supérieure, on trouve des Ammonites (*Tissotia*) qui ont des lignes de suture analogues à celles des *Ceratites*, et le genre *Neolobites* du cénomanien est même au stade Goniatite ; d'Éléphants géants peuvent sortir

des pygmées, mais ceux-ci ne pourront point être la souche de formes de grande taille. En somme, l'*orthogénèse régressive est irréversible*; si elle ne reste pas stationnaire, elle aboutit fatalement à la rudimentation.

Quant à l'orthogénèse progressive, il y a trois voies ouvertes devant elle : elle peut s'arrêter, elle peut devenir régressive,

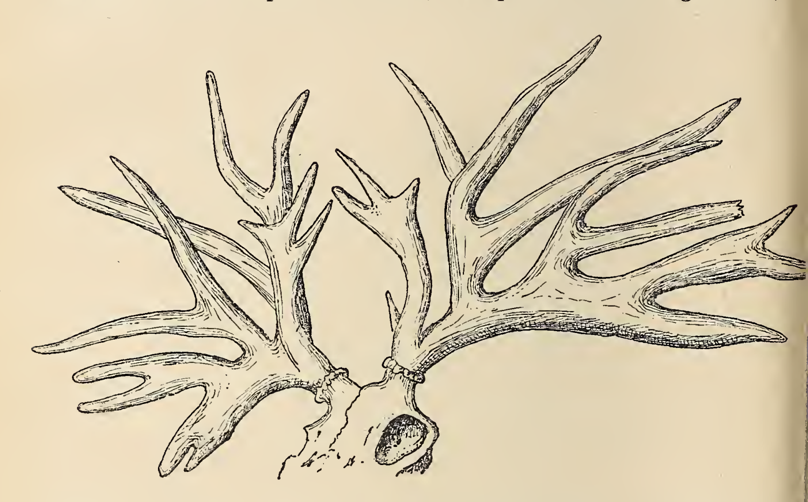


Fig. 110. — Bois du *Cervus dicranius* (pliocène supérieur d'Italie) (d'après Rütimeyer, *Abh. d. Schweiz. pal. Ges.*, 7, 1880).

ou bien elle peut se continuer jusqu'à l'absurde, le nuisible même : par exemple, les défenses recourbées du Mammouth et du Babiroussa, les bois invraisemblables des grands Cerfs quaternaires, le buisson ramifié du *Cervus dicranius* du pliocène (fig. 110), les canines en sabre des Félins du rameau des *Machairodus*, l'armure dermique exagérée des Stégosauriens, la lourdeur excessive des Hippurites, les cloisons inutilement compliquées des Ammonites, etc.

Les études paléontologiques ont encore mis en évidence d'autres règles intéressantes sur l'évolution d'ensemble des groupes qui, à la vérité, sont des corollaires de la loi d'irréversibilité : toutes les grandes familles de Carnivores, d'Ongulés, de Quadrumanes, que nous connaissons en détail, commencent

par de petites espèces que l'on qualifie de *non spécialisées*, parce qu'on les suppose d'exigences peu précises, pouvant supporter toutes sortes de changements du monde extérieur : l'ancêtre commun des Mammifères, par exemple, était sans doute un petit animal terrestre, omnivore, plantigrade, capable de vivre dans toutes sortes de milieux ; de telles formes initiales sont dites aussi *synthétiques*, parce qu'il est facile, par des croissances ou des régressions simples, d'en faire dériver les groupes spécialisés, aux adaptations précises ; d'une patte banale à 5 doigts, on peut tirer la palette nageuse du Cétacé, les membres didactyles ou monodactyles des coureurs, la main préhensile de l'arboricole, l'outil de mine de la Taupe, tandis que l'inverse serait certainement impossible à concevoir.

L'évolution de beaucoup de groupes suit en gros le processus suivant : pendant un temps indéterminé, il compte seulement peu d'espèces, donc peu d'individus, et ces espèces ne sont pas spécialisées ; puis à un certain moment favorable, les variations se multiplient et aboutissent à l'*épanouissement* du type, alternant ou contrastant avec des périodes de stabilité relative : c'est au miocène l'épanouissement des Clypeastres et des Pectinidés, qui pendant la première moitié des temps tertiaires ne comptaient que peu d'espèces, toutes de petite taille ; c'est au lias l'expansion des Ichthyosaures, dans le jurassique supérieur celle des Dinosauriens sauropodes, etc. Il y a ainsi formation en séries rameuses d'espèces innombrables, aux adaptations les plus variées ; certaines de ces séries ont une vie courte, d'autres persistent un temps très long, sans se modifier grandement ; c'est ce que Gaudry appelait des *types panchroniques*, tels que les Pleurotomaires qui apparaissent dans les couches à *Olenellus* du cambrien et vivent encore, la *Lingula Lewisi* du silurien de Gothland, très semblable sauf la taille plus petite à notre *Lingula anatina*, les *Crania* qui datent du silurien inférieur, les *Nucula* du silurien, les Pulmonés terrestres du groupe des *Pupa* (houiller), le *Palæo-*

phonus nuntius du silurien qui diffère peu de nos Scorpions actuels, et beaucoup d'autres encore.

Dans beaucoup de séries, la taille augmente graduellement, ce qui produit des géants dont les dimensions ne sont limitées que par les exigences du milieu, comme chez les Proboscidiens, dont les trois rameaux présentent vers la fin le *Dinotherium gigantissimum* du miocène supérieur de Roumanie, les gigantesques Mastodontes du miocène et du pliocène, l'énorme *Elephas primigenius* du quaternaire.

Les Dinosauriens sauropodes présentent de même comme fins de séries les monstres *Brontosaurus* (20 m. de long), *Diplodocus*, *Titanosaurus*. L'un des genres terminaux des Ammonéens est le *Pachydiscus* du crétacé moyen et supérieur dont la coquille géante mesure jusqu'à 2 mètres de diamètre.

Enfin la variation semble se ralentir, ce qui annonce sinon la disparition, au moins la décadence du groupe : les Céphalopodes tétrabranches ne comptent plus, depuis la fin du trias jusqu'à nos jours, que des coquilles nautiloïdes très peu différentes les unes des autres ; de même, les Trilobites se terminent au permien par le genre unique *Phillipsia*. Cette réduction progressive de la variabilité ne doit pas être attribuée à l'épuisement d'un potentiel de variation, quelque peu métaphysique, mais plutôt à la spécialisation et à la stricte adaptation des espèces qui ont désormais beaucoup moins de chances de varier que les espèces synthétiques du début, à large extension et à grande adaptabilité fonctionnelle.

Nombreux documents dans l'excellent livre de Depéret, *Les Transformations du monde animal*, Paris, 1907. — Walther (J.), *Geschichte der Erde und des Lebens*, Leipzig, 1908. — Bibliographie considérable sur les Mammifères : Gregory, The orders of Mammals (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 27, 1910).

LES SÉRIES ÉVOLUTIVES

Il nous reste à parler du problème le plus ardu du transformisme, celui des *séries évolutives*. L'existence de telles

séries, si évidente en paléontologie, s'impose également au zoologiste actuel. On conçoit bien que l'ancêtre éocène des Taupes était un Insectivore non spécialisé, à pattes fortement onglées permettant le travail de mineur, à petits yeux comme ceux d'une Musaraigne, mais de là à la Taupe actuelle, aux pattes antérieures transformées en merveilleux outils de fouille et aux yeux rudimentaires, il y a loin. On admet sans peine que les cavernicoles ont peuplé le domaine souterrain parce qu'ils étaient, avant d'y entrer, déjà adaptés par leur physiologie à ce milieu spécial ; beaucoup sans doute avaient dès le début des yeux dégénérés, mais il est bien difficile de croire que *tous* les animaux aveugles, le Protée, le *Cambarus*, l'*Amblyopsis*, étaient infirmes à ce point avant de mener la vie hypogée.

On ne peut se refuser à admettre qu'il y a eu des intermédiaires entre une forme non spécialisée menant un certain genre de vie et l'espèce la plus spécialisée du même milieu, entre le banal Insectivore fouisseur et la Taupe, entre une Écrevisse simplement obscuricole et le *Cambarus* sans yeux, entre un Écureuil et le Sciuroptère muni d'un parachute, entre l'*Hyracotherium* éocène à quatre doigts et le Cheval monodactyle du pliocène, entre un Oiseau médiocre voilier et ses descendants incapables de vol, entre les glandes cutanées du Prémammifère et les mamelles nourricières des Mammifères actuels. Ces caractères et ces adaptations n'ont pu se développer que par une évolution plus ou moins longue, *marchant dans un sens déterminé*, c'est-à-dire d'une *orthoévolution* ou *orthogénèse*.

Dans chaque groupe homogène, comprenant un certain nombre d'espèces, on peut toujours arranger celles-ci en séries orthogénétiques pour un caractère donné ; les différentes étapes se suivent si bien qu'il n'est pas possible que ces séries soient purement artificielles ; elles doivent retracer plus ou moins exactement l'évolution réelle : les ornements des Ammonites et des coquilles de Gastropodes, les dessins des ailes

de Papillons et des élytres de Coléoptères sont des exemples classiques de sériation facile. La vieille anatomie comparée, mettant en lumière le perfectionnement des organes, la division du travail comme disait H. Milne-Edwards, traduisait en séries trop larges et par là même artificielles la réalité des orthogénèses. Enfin, il est de nombreux cas où la sériation orthogénétique d'un organe se vérifie positivement, soit parce qu'elle s'accorde avec la succession des formes dans le temps ou dans l'espace (évolution des pieds et dents des Chevaux, des molaires et défenses des Éléphants, sériation géographique de Papillons ou de Mollusques), soit parce qu'elle est exactement parallèle avec une autre sériation organique connue. Ainsi la régulation de la température interne des animaux à sang chaud est nettement une orthogénèse : nulle ou très imparfaite chez les Poissons, Amphibiens et Reptiles, dits à sang froid, la régulation progresse avec les Mammifères et les Oiseaux ; l'Échidné[1] est au bas de l'échelle ; sa température interne est de 28-29° lorsque l'air extérieur est à 15°, mais il ne peut la régler ; quand la température extérieure monte à 35°, il meurt d'apoplexie ; quand elle descend à +5°, l'Échidné tombe en sommeil hivernal et se comporte alors comme un animal à sang froid. L'Ornithorhynque a 29-30° dans l'air à 15°, mais il devient fiévreux au delà de 30° extérieurs ; les Marsupiaux (36° en moyenne) se comportent au point de vue du réglage entre +5° et 35°, comme les Mammifères supérieurs, Chat et Lapin (38°,75). Enfin, alors que l'hibernation s'impose pour beaucoup de Mammifères, d'autres tels que les Carnivores, les Ongulés, les Singes et l'Homme (37°,2), ainsi que les Oiseaux, s'en affranchissent par la perfection de leur régulation et conservent leur activité pendant l'hiver et l'été.

Tout l'effort des grands théoriciens, Lamarck, Darwin, Wallace, Eimer, Weismann, a porté sur les séries orthogénétiques, ou pour autrement parler, sur la genèse des progres-

1. Martin, Thermal adjustement and respiratory exchange in Monotremes and Marsupials (*Phil. Trans. roy. Soc. London*, 195 B, 1903, 1).

sions et des régressions ; ils ont pensé que s'ils parvenaient à résoudre le problème difficile, la solution serait applicable au cas plus simple de l'origine des espèces, ce qui donne à leurs théories propres, toutes d'une pièce, une belle simplicité apparente qui soulage l'esprit, mais masque la complexité des choses et facilite la critique. J'ai cru qu'il y avait avantage à traiter séparément les problèmes de la formation des espèces et de l'origine des adaptations, que je tiens pour résolus ou peu s'en faut, et celui de l'orthogénèse, qui est tout autre.

Les vues de Lamarck. — Pour Lamarck, « ce ne sont pas les organes, c'est-à-dire la nature et la forme des parties du corps d'un animal, qui ont donné lieu à ses habitudes et à ses facultés particulières, mais ce sont au contraire ses habitudes, sa manière de vivre et les circonstances dans lesquelles se sont rencontrés les individus dont il provient, qui ont avec le temps constitué la forme de son corps, le nombre et l'état de ses organes, enfin les facultés dont il jouit ». Par exemple, les Taupes ont pris l'habitude de vivre dans des terriers plus profonds que ceux des autres Rongeurs et de ne plus les quitter ; le défaut d'usage a atrophié les yeux à chaque génération, et les effets de cette atrophie, étant héréditaires, se sont cumulés jusqu'à l'état actuel.

L'explication de la genèse d'un caractère progressif, par exemple le parachute d'un Sciuroptère, est symétrique de la précédente : lorsque l'Écureuil saute d'une branche supérieure à une autre placée plus bas, il fait un effort pour écarter ses pattes et étaler son corps afin d'offrir une plus large surface de glissement sur l'air et atténuer la violence de la chute : la peau des flancs a contracté, par cet usage répété, l'habitude de s'étendre jusqu'à constituer la large membrane d'un Sciuroptère.

Nous avons discuté plus haut la valeur des facteurs de Lamarck et nous n'y reviendrons pas; ajoutons seulement que ces facteurs, s'ils existaient, auraient une influence obli-

gatoire qui cadre mal avec la persistance des différents membres de la série. Si l'effort a l'effet extraordinaire que lui attribuait Lamarck, il ne devrait plus y avoir d'Écureuils, mais seulement des Sciuroptères; or, les uns et les autres coexistent aujourd'hui à Ceylan et à Sumatra. D'autre part, il y a beaucoup d'animaux plus ou moins épigés qui sont mal doués au point de vue visuel ou qui sont même aveugles, tandis que beaucoup d'autres qui mènent la vie souterraine ont des yeux, et il est incompréhensible que depuis l'éocène, les yeux des Taupes, assurément dégénérés et de fonction peut-être nulle, n'aient pas disparu tout à fait.

Ce n'est pas l'effet de l'usage, comme le voulait Cope, disciple de Lamarck, qui a façonné les pieds des Équidés, car il n'y a pas de raison pour qu'un *Protohippus* à 3 doigts ne soit pas aussi bien adapté au point de vue mécanique qu'un Cheval à un doigt; la meilleure preuve qu'on en puisse donner, c'est que *Protohippus* a prospéré pendant une période géologique qui correspond peut-être à des milliers d'années, et que les *Hipparion* d'Europe, à 3 doigts, ne se sont pas transformés en Chevaux.

Les vues de Darwin. — Pour Darwin, l'état des yeux des Taupes est probablement dû à une réduction graduelle déterminée par le défaut d'usage et aidée par la sélection naturelle (*Origine des espèces*, p. 154); les yeux n'ayant aucune utilité pour un animal menant la vie souterraine, sont même plutôt gênants, car ils sont sujets à des inflammations nuisibles et à des traumatismes continuels dans un étroit terrier. Les ancêtres des Taupes qui, par variation fortuite, présentaient des yeux particulièrement petits, ou bien la soudure des paupières ou encore leur protection par des poils, ont donc été avantagés, et l'effet de la sélection de ces individus mieux doués s'est ajouté à l'effet du défaut d'usage.

Si Darwin fait appel aux facteurs de Lamarck pour les orthogénèses régressives, il ne pense plus de même pour les

progressives. La famille des Écureuils, dit-il (*Origine des espèces*, p. 193), nous offre diverses gradations entre l'Écureuil commun qui saute et grimpe avec agilité et le Sciuroptère qui a une membrane alaire développée lui permettant de glisser sur l'air à de grandes distances; la plus faible dilatation de la peau des flancs et de l'aplatissement de la queue constituent un avantage pour leur possesseur, dont les sauts deviennent plus faciles, ce qui lui permet d'échapper à des carnassiers ou d'amoindrir le danger des chutes. Les individus les mieux partagés sous ce rapport ont vécu plus facilement et plus longtemps que les moins bien doués, ont laissé plus de descendants, et la variation favorable a été s'intensifiant à chaque génération jusqu'à l'état actuel du Sciuroptère.

Critique. — Si, à la rigueur, on peut regarder comme possible une intervention de la sélection naturelle dans le cas des yeux de la Taupe, cela n'est plus du tout admissible pour beaucoup d'autres animaux menant la vie souterraine et qui ont les yeux atrophiés, comme certains Poissons, et surtout comme les Arthropodes dont les yeux n'ont vraiment pas à redouter les traumatismes par frottement. — Dans le cas du Sciuroptère, on ne comprend pas qu'une peau latérale un peu plus fournie (ce qui doit alourdir l'animal) puisse être d'une telle utilité, et constituer un avantage tellement décisif qu'il s'édifie lentement par sélection une forme à parachute. Il est très remarquable que le Galéopithèque, qui a un planeur encore plus parfait que celui du Sciuroptère, a les pattes antérieures largement palmées, ce qui paraît tout à fait inutile au point de vue du vol; on dirait que la croissance exagérée de la peau s'est produite partout, ce qui semble prouver que cette orthogénèse n'a pas été dirigée par l'usage ou par l'utilité.

Il est possible qu'un Cheval à un doigt soit plus rapide qu'un *Protohippus* à 3 doigts (les deux latéraux ne touchant pas le sol); mais il paraît douteux que chez le *Protohippus*,

une petite diminution de longueur de ces doigts latéraux détermine la survie des individus qui la présentent, de façon à amorcer la direction orthogénétique ; comme on l'a fait remarquer très justement, les carnassiers capturent, non pas les adultes les moins rapides, mais seulement les individus d'âge extrême, et surtout les très jeunes.

Il y aurait encore bien d'autres critiques à faire à la théorie utilitaire de Darwin ; la sélection des petites variations favorables est déjà discutable pour les caractères adaptatifs, d'autant plus que les orthogénèses paraissent être une suite de mutations discontinues, sériées il est vrai, mais qui ne présentent pas ces transitions insensibles que devraient produire les facteurs lamarckiens et darwiniens ; elle est encore moins admissible pour certains caractères dont l'utilité n'apparaît que lorsqu'ils sont très perfectionnés, comme les organes électriques des Poissons, dont les premières étapes ont été nécessairement sans fonction possible, ainsi que Darwin lui-même en convenait ; enfin, elle est insoutenable pour les caractères indifférents ; comment les dessins et couleurs des ailes des Papillons diurnes, que l'on peut arranger en séries orthogénétiques, auraient-ils évolué par sélection des variants favorables, alors qu'on ne voit aucune utilité possible à ces détails insignifiants ? L'hypothèse qu'ils ont un usage que l'on n'a pas su encore découvrir ou qu'ils sont en corrélation nécessaire avec quelque caractère utile, ne peut pas toujours être invoquée, en particulier pour les disharmonies, comme les ornements exagérés, les armes gigantesques, qui constituent évidemment une gêne pour l'animal qui les possède.

Les Écoles post-darwiniennes. — A partir de Darwin, les naturalistes se partagent en trois écoles : les darwinistes orthodoxes, comme Hæckel et Plate, suivent à peu près intégralement la doctrine du Maître ; les néo-lamarckistes, comme Hyatt, Cope, Eimer, développent les idées de Lamarck, en faisant intervenir d'autres facteurs que l'usage et le non-usage.

par exemple l'influence du climat, de la nourriture, de la salure; ces agents externes produisent chez les espèces des modifications somatiques (nos fluctuations), qui seraient transmissibles et pourraient s'accumuler. La sélection ne joue plus qu'un rôle subordonné; c'est un agent de la régulation des faunes par la concurrence entre espèces, de la conservation du type moyen de l'espèce par l'élimination des individus pathologiques; au mieux aller, elle ne peut guère produire que de légers perfectionnements.

La troisième école est celle des ultra-darwinistes comme Wallace et Weismann, qui n'acceptent plus la partie lamarckienne de la théorie de Darwin, la transmission telle quelle des fluctuations somatiques au plasma germinatif leur paraissant incompréhensible et non démontrée; augmentant l'importance de la sélection comme facteur d'évolution, ils s'efforcent de démontrer l'utilité des caractères les plus insignifiants, afin qu'ils aient pu ou puissent donner prise à la sélection.

Eimer. — Mais revenons à nos séries évolutives; Eimer, frappé par la sériation facile des dessins colorés chez les Papillons et les Lézards, conçoit, à l'époque du plein succès du darwinisme orthodoxe, qu'il y a des orthogénèses qui marchent dans un sens déterminé sans intervention de sélection, sous l'influence de causes externes, climat, nourriture, etc., agissant sur la constitution de l'organisme; ainsi, une espèce de Papillon, impressionnée localement par un certain climat (expériences de Standfuss, Fischer, etc.), montre d'abord des aberrations fortes ou minimes qui, de plus en plus nombreuses, constituent une variété géographique. L'orthogénèse peut continuer dans la même direction pour des exemplaires de cette variété et s'arrêter pour d'autres individus (*génépistase*); les groupes de variés, s'ils sont isolés sexuellement de la souche, soit physiologiquement (*kyesamechanie*), soit par séparation géographique, constituent désormais une espèce

nouvelle. L'orthogénèse n'est pas guidée par l'utilité ; ce n'est qu'après l'apparition des espèces que celles-ci sont maintenues et régulées par la sélection naturelle conservatrice, tant qu'elles sont aptes à se maintenir dans l'ensemble faunique équilibré dont elles font partie.

L'orthogénèse chemine dans un petit nombre de directions définies et obéit à des lois; ainsi Eimer pense que les bandes longitudinales sont un type de coloration primitive (Papillons, Lézards, Mammifères); plus tard celles-ci se rompent en taches, qui peuvent se grouper en bandes transversales, lesquelles, dans la suite de l'orthogénèse, se fusionnent pour donner une coloration uniforme. Les différents caractères d'un même organisme sont indépendants dans leur évolution, si bien que les uns peuvent être en cours d'orthogénèse progressive, d'autres en cours d'orthogénèse régressive, d'autres enfin arrêtés en *épistase* : c'est la loi du développement varié ou *hétérépistase*. Il en résulte que des séries d'espèces non apparentées peuvent avoir des évolutions plus ou moins parallèles (*homoéogénèse*), et que des membres de ces séries, dont les divers caractères sont par hasard arrêtés au même stade, peuvent présenter une ressemblance extraordinaire (mimétisme).

A part cette opinion, remplaçable d'ailleurs, que l'orthogénèse est une série de fluctuations, il nous paraît qu'il y a beaucoup à retenir dans les idées d'Eimer, sans nous dissimuler d'ailleurs la part considérable d'hypothèses qu'elles renferment.

Weismann. — Enfin, Weismann a cherché à son tour à comprendre les orthogénèses : repoussant d'une part les idées lamarckiennes sur l'hérédité des caractères acquis par le soma, il lui faut imaginer une hypothèse nouvelle pour expliquer la genèse des organes rudimentaires; et d'autre part, accueillant cette critique faite à Darwin que beaucoup de variations ne sont que peu ou point utiles et qu'il est bien

difficile qu'elles donnent suffisamment prise à la sélection personnelle pour qu'il se constitue des organes nouveaux, il ne peut avoir recours à l'action continue de la sélection. Il a édifié alors l'ingénieuse théorie de la *sélection germinale*.

Pour Weismann, lorsque les Taupes ont pris l'habitude de la vie souterraine, leurs yeux se sont trouvés sans usage; intervint alors la panmixie ou cessation de sélection. Jadis, lorsque les Prétaupes vivaient à l'air libre, le niveau moyen des yeux était maintenu par l'élimination rigoureuse des individus présentant des variations oculaires défavorables, par exemple les microphthalmes. Avec la vie dans l'obscurité, ce contrôle de la sélection naturelle cesse complètement; les variations en moins se mélangent aux autres formes, et la dimension moyenne des yeux s'abaisse légèrement. Voilà pour l'initiation de la régression; mais il faut expliquer pourquoi elle continue.

Weismann admet que chaque caractère héritable et susceptible de variation indépendante est représenté dans le plasma germinatif par un déterminant, qu'il comprend comme un groupe d'unités vitales, dont la grosseur et la force d'assimilation correspondent à la grosseur et à la force du caractère développé; ce sont des particules *vivantes*, capables de se nourrir, de croître et de se multiplier, ayant dans une espèce stable un pouvoir assimilateur équilibré, c'est-à-dire qu'elles gardent leurs rapports quantitatifs; si un déterminant devient plus faible, soit qu'il y ait moins de nourriture pour lui, soit que son pouvoir assimilateur baisse, l'organe qu'il contribue à déterminer s'amoindrit (c'est ce que l'on appelle une variation régressive); au contraire, si un déterminant a un fort pouvoir assimilateur, il devient plus vigoureux et donne naissance à un organe plus développé (variation germinale progressive).

Revenons à notre exemple des yeux de la Taupe : par l'effet de la panmixie, les déterminants de l'œil ont baissé de valeur par rapport au temps où s'exerçait la sélection personnelle ;

à partir de ce moment, les déterminants correspondant à l'organe inutile, n'étant plus jamais influencés par la sélection, sont placés sur un plan incliné qu'ils descendront lentement mais continûment. Le déterminant affaibli, en compétition pour la nourriture et la place avec les autres déterminants du plasma germinatif restés vigoureux, s'affaiblira encore un peu à la génération suivante, si bien que l'organe déterminé deviendra encore plus petit. Le processus ne peut avoir d'autre limite que la complète disparition de l'organe et de ses déterminants.

Raisonnement tout à fait analogue s'il s'agit d'une orthogénèse progressive; la sélection personnelle (ou celle de l'Homme s'il s'agit d'animaux domestiques) choisit les animaux qui présentent une variation germinale progressive d'un organe utile, c'est-à-dire ceux dont les déterminants correspondants sont plus vigoureux que ceux du type moyen ; se nourrissant mieux aux dépens des déterminants voisins, ils progressent à chaque génération, et les organes qu'ils déterminent progressent dans le sens de l'utilité. Évidemment, pour l'exemple choisi du Sciuroptère, cette explication est exactement la même que celle de Darwin, mais elle reprend l'avantage sur cette dernière quand il s'agit d'organes exagérés au delà des limites de l'utilité.

Cette théorie de Weismann, qui n'a pas eu, au reste, de nombreux partisans, repose sur une conception des déterminants du plasma germinatif qui n'est plus la nôtre; ceux-ci sont traités comme des particules vivantes qui croissent, se multiplient, luttent entre elles; or, ce sont des corps chimiques qui ne sont pas plus vivants que les autres substances de la cellule, et c'est vraiment un abus du langage symbolique que de leur attribuer de la vigueur ou de la faiblesse.

HYPOTHÈSE DES DÉTERMINANTS INSTABLES

Après cet exposé des tentatives d'explication, qui toutes

donnent prise à la critique, il importe avant tout de bien préciser le problème à résoudre.

Nous savons qu'il ne peut pas ne pas y avoir une évolution des espèces, puisque celles-ci présentent des mutations, qui peuvent réaliser des préadaptations, et qu'il y a des places vides à peupler; l'évolution est une conséquence obligatoire de la multiplication des individus et de leur sensibilité aux variations cosmiques. D'autre part, quand on considère l'ensemble formé par une espèce synthétique et sa descendance rameuse, on constate souvent, *pour des organes ou des caractères précis*, que l'évolution est ordonnée, sériale, et qu'elle peut aboutir soit à des organes démesurés, soit à l'atrophie complète. Il y a orthogénèse de ces organes à travers une évolution qui est en somme discontinue, puisqu'elle est le résultat de l'alternance de la production de mutations et de l'établissement des mutants comme espèces, par l'un des nombreux modes de formation d'espèces que nous avons étudiés. Notons encore que lorsque certains caractères ou organes présentent ces orthogénèses, le reste de l'organisme demeure plus ou moins fixe : par exemple, dans la série des Cervidés, ce sont les bois qui progressent, les pattes restant toujours les mêmes ; dans celle des Chevaux, ce sont les pieds qui présentent une certaine évolution, ainsi que la taille, mais les autres caractères du squelette sont beaucoup plus stables; nous sommes donc forcés d'admettre l'existence, dans un patrimoine génotypique, de *déterminants instables*, qui présentent volontiers des mutations, qui sont la partie labile du patrimoine, et qui restent tels dans une série d'espèces. Ceci est un fait intime d'organisation que nous ne pouvons comprendre pour l'instant, pas plus que nous ne pouvons comprendre pourquoi la Souris présente beaucoup plus de mutations de couleur que le Rat, et pourquoi la taille des Chiens est plus variable que celle des Chats ; cette instabilité est évidemment indépendante de toute question d'usage, de non-usage ou d'utilité.

Ces déterminants instables présentent des mutations qui

pour être viables ne doivent pas être quelconques ; elles répondent forcément à des changements *graduels* en plus ou en moins dans les organes, de sorte que ceux-ci progressent dans un sens, ou régressent, c'est-à-dire retournent plus ou moins à un état antérieur (*épistréphogénèse* d'Eimer) : par exemple une Poule Dorking, qui a normalement cinq doigts aux pattes, n'a pour ces organes que deux routes possibles de mutation : ou bien une forme à quatre doigts, ce qui revient au type ancestral des Poules, ou bien une forme à six doigts; cette dernière, qui a été signalée plusieurs fois, réalise par rapport au Dorking une étape de plus sur le chemin de l'orthogénèse. Il ne serait même pas impossible (l'irréversibilité constatée des régressions le suggère) que certains déterminants n'aient qu'une direction viable de mutation, mais il faudrait pour le démontrer des observations nouvelles ; ainsi, dans la race bovine Durham, qui est courtes-cornes depuis plusieurs siècles, apparaissent de temps à autre des mutants sans cornes; y a-t-il aussi des mutants à cornes longues? Dans les races laitières sélectionnées depuis longtemps pour le développement physiologique des mamelles (Vaches, brebis du Larzac), on note parfois l'apparition de deux trayons supplémentaires, soit en avant soit en arrière des trayons normaux; voit-on aussi la variation symétrique en moins, c'est-à-dire la disparition de deux trayons normaux?

En dehors de ces limitations d'ordre intime, la perpétuelle alternative de vie ou de mort à laquelle sont soumises les espèces en voie de formation et d'établissement, ne laisse subsister que les orthogénèses indifférentes ou adaptatives, par la disparition infaillible des mutants engagés dans une direction incompatible avec les conditions de vie de l'espèce.

Si l'on accepte qu'une mutation est la réaction de déterminants instables à un stimulus externe, l'orthogénèse peut se comprendre assez bien avec un milieu qui varie. En effet, pour les Coléoptères et Papillons, il paraît bien que les séries orthogénétiques sont en même temps des séries géographi-

ques ; tout se passe dans un groupe donné, abstraction faite des mélanges secondaires, comme s'il y avait un centre d'origine où l'évolution débute; puis, à mesure que l'on s'en éloigne, les espèces deviennent de plus en plus différentes de la forme non spécialisée du centre d'origine. Évidemment, l'éloignement du centre peut coïncider avec une orthovariation du milieu, par exemple un accroissement lent d'humidité ou de température, qui peut également se produire en un même lieu au cours des siècles.

On comprend également, si la cause efficiente continue à agir sur les déterminants toujours instables, que les orthogénèses indifférentes ou adaptatives aboutissent à des organes démesurés, qui handicapent tellement l'espèce qu'elle peut succomber devant des concurrents nouveaux, comme nous l'avons montré dans un chapitre précédent.

S'il n'y a vraiment pour certains organes qu'une seule direction possible de changement progressif, on comprendrait certaines convergences évolutives, par exemple celle des yeux composés chez les Insectes et les Crustacés, celle des yeux des Céphalopodes et des Vertébrés ; assurément, les Insectes et les Crustacés sont deux phylums indépendants, qui ont l'un et l'autre à la base des formes à yeux simples, et cependant les Insectes et les Crustacés supérieurs ont des yeux mosaïques d'une extrême complexité et d'une extrême similitude ; les deux phylums avaient, dès leur origine, le même potentiel évolutif en ce qui concerne les yeux, et les orthogénèses de perfectionnement ont été exactement parallèles. De même, chez les *Rhinoceros* et les *Titanotheres* (éocène d'Amérique), les rudiments de cornes commencent à apparaître plus ou moins simultanément dans plusieurs phylums absolument indépendants, ce qui indique une prédisposition latente à les acquérir. On peut dire que deux formes ont même potentiel évolutif lorsque leurs plasmas germinatifs ont une telle composition qu'ils réagiront à peu près de la même manière à des influences de milieu plus ou moins sem-

blables ; c'est ainsi qu'un phylum d'Ongulés, les *Litopterna* de l'éocène de Patagonie (fig. 111), a présenté une évolution orthogénétique des doigts, aboutissant au *Thoatherium* monodactyle, qui rappelle beaucoup celle du phylum des Équidés, bien qu'il n'y ait aucune parenté, sinon lointaine, entre les uns et les autres.

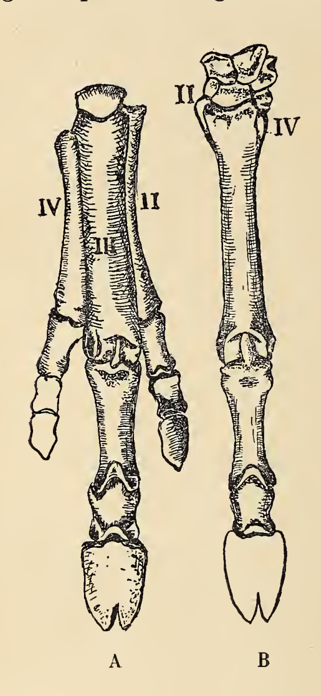


Fig. 111. — *Litopterna* de l'éocène de Patagonie présentant une évolution parallèle à celle des pieds d'Equidés ; A, pied antérieur de *Proterotherium cavum* ; B, pied antérieur de *Thoatherium crepidatum* (d'après Ameghino, 1898).

Il y a très loin, malgré les apparences, de la manière de voir que je viens d'exposer à celle de Nägeli et d'autres spiritualistes qui croient à une *tendance interne au perfectionnement* indépendante des contingences, ce qui nous ramène au pur finalisme. Il me semble que les espèces n'ont pas de tendances, mais des possibilités d'évolution, nombreuses et variées chez les types synthétiques non spécialisés, moindres jusqu'à être nulles chez les formes étroitement adaptées, et je pense que leur réalisation, loin d'être fatale, dépend des circonstances rencontrées par l'espèce au cours de sa vie ; une mutation ne prophétise pas celle qui la suivra dans une série orthogénétique, mais elle la prépare en restreignant les possibilités de variation. S'il y a sériation, c'est d'abord parce que les déterminants de certains organes continuent à être instables, ensuite parce qu'ils présentent des mutations viables dans une certaine direction, et enfin parce que ces mutants s'établissent comme espèces stables, conditions dont les deux

dernières dépendent sans aucun doute des conditions ambiantes. Cette conception de l'orthogénèse diffère profondément de celle des lamarckistes ; ceux-ci ne comprennent la sériation qu'étroitement liée à l'utilité de l'organe, qui ne peut que se perfectionner graduellement par l'hérédité et l'accumulation des effets de l'adaptation fonctionnelle, ou bien dégénérer graduellement par accumulation des effets du non-usage ; elle diffère aussi de celle des ultra-darwinistes, en restreignant le rôle de la sélection naturelle à celui qu'elle a dans l'établissement et le succès d'une espèce nouvelle, et en attribuant l'instabilité de l'organe qui évolue, non pas à son utilité, mais aux propriétés intimes du patrimoine génotypique de l'espèce d'où part l'orthogénèse. Nous reconnaissons volontiers la parenté des idées d'Eimer et des nôtres, à cela près que les stimulus externes et internes qui sont le *primum movens* de l'orthogénèse, portent non pas sur le soma (les fluctuations n'étant pas transmissibles), mais sur des déterminants instables du patrimoine génotypique.

Nous allons examiner, à titre d'applications, un certain nombre de problèmes biologiques, d'une difficulté particulière.

L'ATROPHIE DES AILES

Les Oiseaux qui ne volent plus. — La perte de la faculté du vol n'est pas rare, comme on l'a vu, chez les Oiseaux des îles : ce sont des Rallides (*Diaphorapteryx* des îles Chatham, *Erythromachus* de l'île Rodriguez, *Aphanapteryx* de l'île Maurice, *Notornis Mantelli* de la Nouvelle-Zélande), un Pigeon comme le Dronte de Maurice, un Canard comme *Nesonetta aucklandica* des îles Auckland, un Perroquet nocturne comme le *Stringops habroptilus* de la Nouvelle-Zélande (fig. 112) ; ces Oiseaux, qui descendent incontestablement d'espèces à ailes normales, sont incapables de voler, et vivent à terre. se nourrissant de vers et d'aliments végétaux. Le bréchet est fortement réduit chez le Dronte et le *Notornis* qui

ont des ailes très courtes, et il a presque disparu chez *Stringops* qui a cependant d'amples ailes, mais dont il ne se sert jamais.

Il y a des intermédiaires entre ces formes et les bons voiliers, par exemple les Rallides qui ont beaucoup plus l'habitude de se cacher dans les fourrés que de fuir dans l'air, le *Geopsittacus* ou Perroquet de terre (Australie) dont le pouvoir de vol est très limité, la Poule d'eau (*Gallinula nesiotis*) de

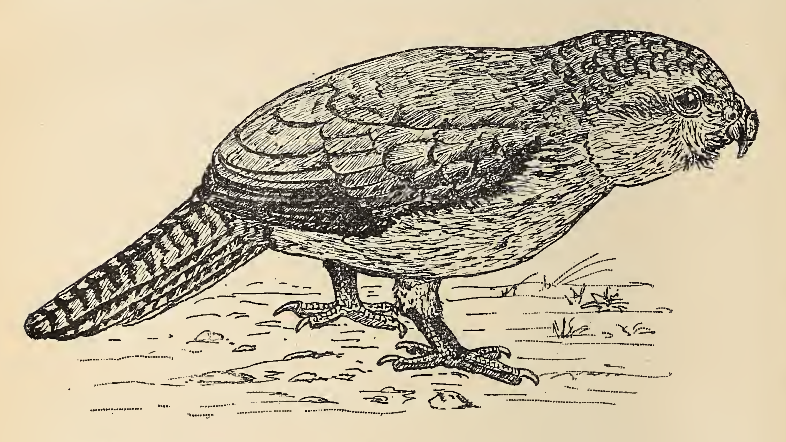


Fig. 112. — *Stringops habroptilus* (Nlle Zélande) (d'après Evans, *Birds, The Cambridge Nat. Hist.*, 1899).

Tristan d'Acunha, qui voltige à peine, etc. Il est intéressant de noter l'apparent parallélisme qui existe entre ces Oiseaux sauvages et nos Oiseaux domestiques, comme le Canard, l'Oie et la Poule, qui ont perdu eux aussi la faculté de voler et présentent de légers indices de régression dans les os du sternum et des ailes.

L'explication lamarckienne (effets du non-usage) est assurément séduisante ; il est possible que les mauvais voiliers des îles trouvaient sur le sol une abondante provende et n'avaient guère à craindre de carnassiers terrestres ; d'où manque d'usage des ailes et atrophie consécutive. Conditions identiques pour les Oiseaux domestiques.

La solution me paraît moins simple que cela. Lorsque le

vol cesse d'être une fonction utile chez une espèce domestique, plusieurs processus interviennent concurremment pour amener la perte du pouvoir de volition : d'abord un défaut d'apprentissage et d'exercice individuel, joint à l'alourdissement du corps que procure la copieuse nourriture; ensuite, comme il est probable que l'un au moins des nombreux détails qui concourent au vol est un caractère oscillant, il y a par panmixie un léger affaissement de la faculté de voler; enfin, il est probable que la sélection artificielle intervient aussi, inconsciemment, pour favoriser les Oiseaux qui s'engraissent le mieux, et que, par compensation organique, il s'ensuit encore une fois une diminution de volume des muscles et os des ailes. La faculté du vol réclame une telle perfection de mécanisme que sans doute ces minimes changements suffisent pour que l'Oiseau perde l'instinct ou le goût de voler.

L'exemple des Canards sauvages que l'on acclimate dans les basses-cours, et dont les produits alourdis perdent la faculté de voler au bout de deux ou trois générations, montre qu'il ne s'agit pas là d'hérédité du non-usage, dont les effets ne se feraient pas sentir si rapidement; les Canards sauvages eux-mêmes, lorsqu'ils sont habitués à la basse-cour, ne cherchent plus à se servir de leurs ailes cependant intactes. Il y a si peu de réelle atrophie que lorsque l'instinct se réveille par hasard, l'Oiseau peut très bien voler; c'est ainsi que l'Oie domestique se joint quelquefois, au moment du passage, aux bandes d'émigrants. De même chez le Papillon mâle du Ver à soie (*Bombyx mori*), qui ne vole jamais dans les conditions ordinaires de l'élevage, il est tout à fait clair que ce n'est pas un effet héréditaire du non-usage (d'autant plus qu'il bat violemment des ailes quand il cherche sa femelle); c'est un instinct puissant, celui de la copulation, qui inhibe la faculté du vol. En effet, quand des mâles sont isolés loin des femelles, la plupart d'entre eux, après plusieurs jours de tranquillité, prennent leur vol comme des *Bombyx* ordinaires.

Quant aux Oiseaux sauvages qui ne volent plus, c'est incon-

testablement une orthogénèse régressive qui les a amenés à leur état actuel, mais je ne suis pas du tout persuadé qu'il y ait un lien entre celle-ci et les conditions de la vie insulaire; c'est parce que leurs muscles pectoraux ou le squelette sternal se sont atrophiés orthogénétiquement que ces Oiseaux sont devenus forcément des coureurs aux ailes non fonctionnelles, et ont été contraints de chercher leur nourriture sur le sol, et ce n'est pas l'inverse qui s'est produit. De telles orthogénèses régressives se sont sans doute dessinées bien des fois dans divers groupes d'Oiseaux continentaux, car il y a beaucoup d'Oiseaux médiocres voiliers, mais elles ont été fatalement interrompues par l'intervention des nombreux carnassiers qui ont détruit dès leur apparition les stades incapables de vol; ce n'est que dans les îles dépourvues de rapaces terrestres que l'évolution a pu se dérouler sans inconvénients, et c'est peut-être uniquement pour cette raison qu'il y a un nombre relativement grand d'Oiseaux insulaires qui ne volent pas. Cette manière de voir me paraît beaucoup plus satisfaisante que l'explication lamarckienne donnée par Darwin.

Documents sur le squelette des Oiseaux domestiques qui ne volent plus dans Darwin, *De la variation des animaux et des plantes sous l'action de la domestication*, trad. Moulinié, Paris, 1868. — Wiglesworth, Inaugural adress on flightless Birds (*Trans. Liverpool Biol. Soc.*, 14, 1900, 1). — Bombyx mori : M'Cracken, The manifestation of the flight function in Silkworm (*Biol. Bull.*, 18, 1910, 120).

Les Insectes qui ne volent plus. — Parallèlement aux Oiseaux qui ne volent plus, il y a aussi beaucoup d'Insectes qui ont perdu partiellement ou complètement les ailes de leurs ancêtres; ces formes désailées, en particulier les Coléoptères et les Diptères, sont surtout connues au bord de la mer et dans les îles. On connaît l'explication donnée par Darwin pour les Coléoptères aptères de Madère (*Origine des espèces*, p. 153) : cet état est dû à une action de sélection naturelle, combinée avec le défaut d'usage; les individus qui volaient le

moins, soit par paresse, soit par imperfection de leurs ailes, ont eu plus de chances de survivre en n'étant pas emportés en mer par le vent, tandis que ceux disposés à prendre leur vol ont dû plus souvent être entraînés loin des côtes et détruits. Si ingénieuse que soit cette explication, j'ai bien de la peine à l'accepter : il y a au bord de la mer et dans les îles, nombre d'Insectes pourvus d'ailes, qui savent fort bien se terrer ou s'attacher à un support quelconque, quand souffle un vent de tempête, et il y a en plein continent bien des Insectes désailés, comme les Carabes, les *Blaps*, les *Meloe*, etc. Il est donc permis de penser que les Insectes de tous ordres ont présenté souvent des orthogénèses régressives des ailes, indépendamment du non-usage ou de l'action du vent; mais la suppression du moyen habituel de fuite exposait les formes en voie d'aptérisme à être dévorées sans merci; aussi, sur les continents, les seules qui ont pu persister présentaient des compensations protectrices, les élytres cuirassées des Carabes, la saignée réflexe des *Meloe*, le saut des *Ephippiger* et de la Mouche *Sphærocera subsultans*, l'habitat sur la neige de *Chionea araneoides* (Tipulien aptère de Suède), le mode de vie parasite ou caché, etc.; mais, au bord de la mer, où il n'y a pratiquement pas d'Oiseaux, de Mammifères ou de Reptiles insectivores, et où la faune entomologique elle-même est pauvre, l'évolution régressive n'a pas d'inconvénients, au contraire; les Insectes en voie d'aptérisme ou aptères, qui gagnaient les rivages, pouvaient s'y maintenir, alors qu'ils disparaissaient peu à peu de la faune continentale; et inversement, les Insectes bons voiliers y rencontraient peut-être des conditions moins favorables que dans leur milieu originel. C'est à la suite de ce triage que la faune du bord de la mer (et celle des îles qui en est un cas particulier) renferme tant de Diptères à ailes réduites ou atrophiées, vivant dans les détritus de la plage, et une majorité de Coléoptères marcheurs.

LA RÉGRESSION DES YEUX CHEZ LES ANIMAUX OBSCURICOLES

Un problème difficile entre tous, véritable pierre d'épreuve de toutes les théories, est celui de la régression si fréquente et si manifeste des yeux et du pigment chez les animaux endogés, cavernicoles et parasites. Seule, l'explication lamarckienne est séduisante, et paraît s'imposer au premier abord : c'est parce que ces êtres vivent à l'obscurité que les yeux et le pigment, inutiles, dégénèrent lentement par suite du défaut d'usage (je dis lentement, parce que dans les limites des expériences humaines, des animaux oculés tenus à l'obscurité complète même pendant une vingtaine d'années, ne montrent pas d'indices de régression oculaire). Mais cette explication simpliste soulève des difficultés : en effet, il y a des animaux aussi endogés, aussi troglophiles que les aveugles, qui ont des yeux en apparence normaux, et il y a des espèces parfaitement aveugles, qui vivent sinon en pleine lumière, au moins dans les conditions où se trouvent quantité d'animaux oculés; je sais bien qu'on peut répondre pour le premier fait, que ce sont des endogés ou cavernicoles récents, chez lesquels l'atrophie n'a pas eu le temps de s'établir, mais rien ne prouve que ce soit vrai; et quant au second, il est possible que quelques aveugles épigés soient des émigrants du domaine souterrain, mais il en est d'autres, comme le Scorpion *Belisarius,* pour lesquels cette hypothèse est insoutenable.

Pour ma part, je crois que les orthogénèses régressives qui affectent les yeux et les colorations sont, comme toutes les orthogénèses, parfaitement indépendantes de l'usage, c'est-à-dire, dans ce cas particulier, sans corrélation avec la vie dans l'obscurité absolue. Mais assurément, les mutants qui présentent une telle direction d'évolution (irréversible, ne l'oublions pas) sont désormais en mauvaise posture pour mener la vie franchement épigée; ils ne persisteront que si

leurs tropismes et pathies les poussent vers des milieux où ces régressions n'ont plus d'inconvénient, sous les pierres ou les écorces, dans les fourmilières, sous la mousse, dans la terre et les cavernes, dans l'épaisseur des plantes ou sur le corps même d'autres animaux; aussi, depuis des siècles, les milieux peu ou point éclairés jouent-ils le rôle d'une Réserve pour les animaux mal doués au point de vue visuel. Comme le pensent la plupart des auteurs qui ont étudié récemment la faune souterraine, Hamann, Banta, Eigenmann, Racovitza, c'est parce que les animaux étaient préalablement plus ou moins aveugles et plus ou moins compensés pour l'impossibilité de voir qu'ils ont pénétré dans le domaine de l'obscurité, et ce n'est pas parce qu'ils ont adopté ce mode de vie que leurs yeux jadis normaux ont régressé. Voilà tout au moins pour le début, l'initiation de l'orthogénèse régressive.

Mais il est probable que beaucoup d'aveugles actuels ne l'étaient pas absolument quand ils ont commencé à mener la vie obscuricole; par exemple, il est bien certain que les sept Amblyopsides des eaux souterraines des États-Unis descendent d'une forme voisine de leur unique parent épigé, le *Chologaster cornutus* (fig. 92), qui a de petits yeux présentant des signes manifestes de dégénérescence rétinienne, bien qu'il vive en pleine lumière; pour ces espèces, l'orthogénèse régressive a continué dans la même direction. Comment cela se peut-il concevoir, alors que les cavernicoles vivent dans un milieu dont la constance les soustrait pour ainsi dire à l'action des changements cosmiques? Il n'est pas impossible d'entrevoir une explication.

Remarquons tout d'abord que chez les espèces à yeux dégénérés, notamment les Poissons, il y a dans l'état de ceux-ci des différences individuelles très fortes, comme si ces organes étaient en mutation oscillante; de même, il y a une forme *europæa* de la Taupe, qui a les paupières ouvertes des deux côtés ou d'un seul, et une forme *cæca* dont les yeux sont complètement cachés sous la peau. D'autre part, les organes

tactiles, olfactifs et auditifs ont une importance capitale pour les cavernicoles, soit pour trouver leur nourriture souvent peu abondante, soit pour échapper à leurs ennemis ; il doit donc y avoir, à chaque génération, une sélection rigoureuse des individus les mieux doués pour la vie dans l'obscurité.

On peut se demander si la régression excessivement lente des yeux, au lieu d'être en rapport directement causal avec l'obscurité, n'est pas tout simplement corrélative à cette progression lente des autres organes sensoriels, d'origine sélective. Bien que l'on ne sache rien de bien clair sur ce que l'on a appelé l'*économie* ou *compensation de croissance*, ou encore *balancement des organes*, il est bien possible que l'atrophie d'une région soit la suite nécessaire de l'hypertrophie d'une autre région du *même* système organique[1]. On sait, par exemple, pour certaines espèces (et il est probable que c'est un fait général), que chaque organe comprend un nombre déterminé de cellules, rigoureusement fixe pour tous les individus: ainsi chez l'Appendiculaire *Fritillaria pellucida*, Martini compte 446 cellules épidermiques ventrales (oikoplastes), 38 cellules pour le cerveau, etc. Ceci posé, supposons que les régions tactiles et olfactive présentent une orthogénèse progressive, simplement par le choix des meilleurs oscillants; le nombre des cellules en rapport avec le tact et l'olfaction augmentera probablement, et si le total reste constant, il restera moins de cellules pour les autres organes des sens. Effectivement, le développement ontogénétique des yeux des cavernicoles, d'abord normal, ne tarde pas à se ralentir puis à s'arrêter, ce qui semble indiquer qu'il y manque une excitation, non pas d'ordre externe, mais d'ordre interne, cérébral, comme s'il n'y avait pas assez de cellules pour parfaire le développement, alors que constamment les organes tactiles et olfactifs sont en progrès.

1. Martini, Studien über die Konstanz histologischer Elemente (*Zeit. für wiss. Zool.*, 94, 1910, 81). — Kohl, Rudimentäre Wirbelthieraugen (*Biblioth. Zoologica*, 14, 1893-1895).

Cette manière de voir, qui se rapproche beaucoup de celle de Kohl (1895), permet de concilier les termes contradictoires du problème; en généralisant, je dirai volontiers que *toute rudimentation d'organe et de fonction qui paraît déterminée par le non-usage est en réalité corrélative de l'orthogénèse progressive d'une autre partie du même système organique.* C'est bien, si l'on veut, du balancement des organes, mais non au sens des Geoffroy Saint-Hilaire; ce n'est pas une banale et inacceptable économie de substance, réalisée aux dépens d'un organe qui ne sert plus, mais un balancement ou plutôt un déplacement de cellules spécifiques.

Dans le cas des yeux des animaux cavernicoles, fouisseurs et abyssaux, ce n'est donc qu'indirectement que l'orthogénèse régressive qui les frappe est liée à l'absence de lumière; aussi s'explique-t-on qu'il y ait des atrophies oculaires même dans des milieux plus ou moins éclairés, et des yeux normaux dans une parfaite obscurité. On comprend de même que l'orthogénèse progressive du doigt III des Équidés ait entraîné l'atrophie des doigts II et IV, par déplacement des excitations qui provoquent la formation de tissu osseux; qui sait si ce n'est pas la multiplication des vertèbres, amenant corrélativement l'élongation du corps, qui a déterminé l'atrophie graduelle des pattes (fig. 54) dans les séries parallèles et indépendantes des Lézards apodes (*Pseudopus-Anguis*, *Scincus-Seps*, *Chirotes-Amphisbæna*) dont l'une a donné le phylum des Serpents?

LA COLORATION PROTECTRICE

Il est peu de phénomènes aussi répandus et qui aient autant excité l'intérêt que celui de la ressemblance de l'animal avec son entourage habituel, aboutissant parfois à un déguisement d'une telle perfection (au point de vue humain) qu'on ne se lasse pas de l'admirer : il pose aussi un problème extrêmement difficile à résoudre.

Rappelons tout d'abord les faits fondamentaux : lorsqu'un

animal se confond par sa couleur, aidée plus ou moins par des accidents morphologiques externes, avec son substratum habituel, on dit qu'il lui est *homochrome*[1]; l'homochromie est à son état le plus parfait (*homochromie mimétique* ou *copiante*) lorsque non seulement la teinte générale, mais aussi les petits accidents de surface et de coloris du support, sont copiés exactement, de sorte que l'animal entier ressemble à un objet inanimé, brindilles de bois, feuilles, écorces, algues ou même excréments d'autres animaux, ou au support animé, Éponges, Échinodermes, Tuniciers, etc.

Parmi les exemples généraux, nous citerons en première ligne la faune des régions désertiques, dont le sol sableux est d'un gris ou jaune monotone; elle comprend des Oiseaux et des Mammifères chez lesquels dominent les colorations grises, jaune pâle, isabelle, par exemple les Gangas (*Pterocles*), le Renard Fennec (*Vulpes zerda*) et de petits Rongeurs (*Psammomys*, *Gerbillus*, etc.), le Lézard fouette-queue (*Uromastix spinipes*) et la Vipère Céraste qui s'enfonce dans le sable, ne laissant dépasser que la tête, les étonnants Acridiens du genre *Eremobia* qui ressemblent à de petits cailloux vermillés par le vent, et bien d'autres; seuls font exception les Coléoptères dont l'épaisse cuirasse est noire ou de couleur sombre. On peut trouver de petits déserts en miniature dans les dunes du littoral belge ou landais, dont le sable fin est parsemé çà et là de végétaux bas; là encore, à côté d'animaux non homochromes, comme la *Cicindela maritima* d'un vert bronzé et d'une excessive agilité, et de divers Coléoptères noirs, il y a un Acridien, le *Sphingonotus cœrulans*, qui est réellement invisible au posé; on ne le voit que lorsqu'il saute à votre approche et démasque ses ailes bleues; des Coléoptères (*Nebria complanata*, *Phaleria cadaverina*), une Forficule (*Labidura riparia*), une variété de *Porcellio scaber*, tous d'un blanc jaunâtre particulier, sont aussi des habitants des dunes landaises; mais il est juste de dire que ces quatre espèces, si

1. De ὁμός, semblable, et χρῶμα, couleur.

homochromes qu'elles soient avec le sable, vivent cachées sous des débris et ne se montrent que rarement. Contrastant avec ces faunes du sable, les animaux qui vivent parmi des végétaux ou s'en nourrissent ont fréquemment des teintes vertes (Serpents arboricoles des forêts tropicales, Rainettes des arbres, Sauterelle verte, Chenilles, etc.).

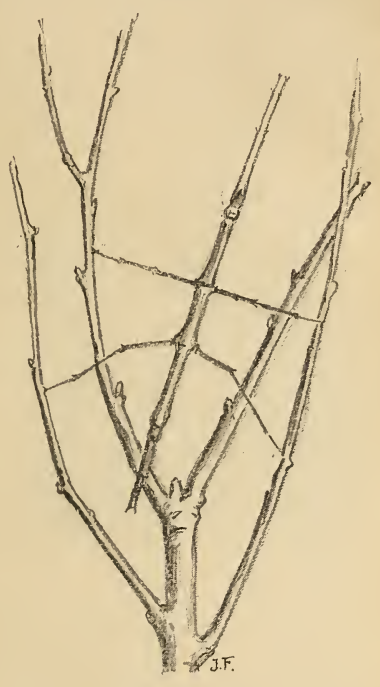


Fig. 113. — *Bacillus gallicus* (sud de la France), posé sur une ramille sèche (d'après Laloy).

Au bord de la mer, la faune des plages sableuses compte beaucoup d'animaux d'un gris tacheté changeant, comme le *Gobius minutus* et les Poissons plats, les jeunes Seiches, les Crangons, les jeunes *Carcinus mœnas*, ou bien transparents comme les Crevettes (*Palæmon*) et les *Mysis*, tandis que les teintes plus variées, et souvent le vert et le brun, sont fréquents dans la faune des Fucus et des Zostères, caractère qui est particulièrement frappant pour les habitants des touffes de Sargasses flottants, qui reproduisent jusque dans les détails les tons des Algues entre lesquelles ils s'abritent (notamment les *Pterophryne* dont les tentacules et les nageoires découpées simulent des lanières végétales).

Les exemples particuliers offrent toutes les gradations ; il en est d'imparfaits, dont le déguisement, quoique encore notable pour l'œil humain, est obtenu par des approximations plus ou moins grossières, Chenilles striées en long qui vivent sur des tiges grêles de Graminées, Papillons de jour dont les

ailes brillantes en dessus sont ternes à leur face inférieure, seule visible au repos, tandis que c'est l'inverse chez beaucoup de Papillons nocturnes, qui se posent en étalant leurs ailes de façon à ne montrer que la surface supérieure de ton neutre. Mais il en est d'autres dont la précision dans l'homochromie copiante est déconcertante : les Phasmes à aspect de bâtons desséchés (fig. 113), les Phyllies qui ressemblent à des feuilles vertes et qui sont précisément colorées par un pigment identique à la chlorophylle, la chenille de l'Arpenteuse *Urapteryx sambucaria,* qui se dresse sur les rameaux des arbres fruitiers comme une ramille morte, dont elle a l'écorce brune, les nodosités et la raideur, le Coléoptère *Lithinus nigrocristatus* (Madagascar) et les Hémiptères *Phlæa* et *Flatoïdes* (fig. 114), presque invisibles quand ils sont posés sur des troncs couverts de lichens, les *Kallima* de Java, joliment colorés en dessus, dont les ailes ont en dessous la couleur de feuille sèche et portent une traînée de couleur foncée qui simule une nervure médiane, sans compter de petites taches transparentes qui ressemblent étonnamment aux trous que produisent sur les feuilles les Champignons ou les Insectes; la forme du Papillon posé, dessinant un limbe et un pétiole, achève de rendre l'illusion parfaite.



Fig. 114. — *Flatoides*, Hémiptère de Bornéo qui, par son corps aplati et sa couleur vert cendré, se confond avec les lichens des arbres sur lesquels il vit (d'après Laloy).

Les dispositifs qui produisent l'homochromie sont parfois tels que l'animal mobile peut changer de teinte, de façon à s'harmoniser en un temps très court avec les variations de coloration du substratum (*homochromie changeante* des

Céphalopodes, du Caméléon, de nombreux Poissons, Batraciens et Lézards), ou bien il est doté d'un mécanisme nerveux (chromopathie) qui le détermine à se poser sur le support accordé avec sa teinte. Ainsi, une petite Crevette de nos côtes atlantiques, l'*Hippolyte varians* (fig. 115), présente une homo-



Fig. 115. — Homochromie d'*Hippolyte varians :* A, forme verte sur feuilles de *Zostera* ; B, forme rayée de rouge sur une Algue rouge (*Gigartina*) (d'après Gamble et Keeble, *Quart. Journ. micr. Sc.*, 43, 1900).

chromie surprenante avec les Algues de couleurs variées sur lesquelles elle se tient ; les individus bruns abondent parmi les masses de l'Algue brune *Halidrys siliquosa* et les Laminaires, les verts dans les Zostères, les transparents mouchetés de lignes et de points rouges sur les délicates Floridées rouges *Gigartina* et *Griffithsia* ; les Crevettes restent immobiles sur l'Algue de leur choix et il faut les inquiéter fortement pour les déranger du support. Ce qui est plus curieux encore, c'est que si l'on met dans un récipient diverses Algues et des

Hippolyte de couleurs variées, les animaux, guidés par une sensibilité différentielle, se portent avec une précision déconcertante sur les Algues de la couleur convenable (Gamble et Keeble). Ces variétés ont une origine individuelle; dans le jeune âge, les petites Crevettes, incolores ou à peu près, adoptent une certaine Algue et en prennent la teinte, et en raison de leur chromopathie seront désormais accordées avec leur support; du reste, lorsque des individus sont transportés sur des Algues d'une autre couleur que la leur, ils prennent, avec une rapidité et une facilité variables suivant leur âge, la nouvelle teinte de leur substratum.

Comme on le voit, pour que l'homochromie soit vraiment décevante, il faut la réunion de conditions multiples : la couleur et la forme ne suffisent pas, s'il ne s'y ajoute des attitudes (Phasmes qui gardent une immobilité parfaite et prolongée quand on les inquiète, chenilles arpenteuses qui se raidissent) et des instincts spéciaux, comme ceux des *Hippolyte* et des Phyllies, qui ne se posent que sur les supports auxquels ils ressemblent.

Genèse individuelle de l'homochromie. — Parmi les caractères concourant à la protection homochromique, les uns, communs à tous les individus, font partie du patrimoine héréditaire de l'espèce; d'autres peuvent être de l'ordre des fluctuations et avoir une origine individuelle. Nous ne parlerons pas de l'influence réflexe des couleurs réfléchies par l'entourage et agissant sur des cellules pigmentaires mobiles de la peau (chromoblastes, chromatophores), par l'intermédiaire des yeux (Batraciens, Poissons, Crustacés) ou de filets sensitifs des téguments (Caméléon); le mécanisme de l'homochromie changeante ainsi produite est bien connu dans ses grandes lignes; l'effet de la lumière peut du reste être compliqué par celui de la température. Deux autres mécanismes conduisent à une similitude curieuse entre la teinte de l'animal et celle de son support particulier : c'est d'une part l'influence

de la lumière réfléchie par l'entourage sur la genèse des pigments, d'autre part l'homochromie nutriciale ; il est certainement des cas où ces trois procédés interfèrent l'un avec l'autre.

I. Influence de la lumière réfléchie sur la genèse des pigments. — Les chenilles de l'Arpenteuse *Rumia cratægata* ressemblent beaucoup aux petites branches de l'Aubépine dont elles se nourrissent ; elles sont tantôt vertes, tantôt brunes, ou de coloration intermédiaire. Pour démontrer que la couleur est déterminée par celle du milieu habituel, Poulton répartit de jeunes chenilles de *Rumia* dans des cylindres de verre ; les uns sont fermés à leurs deux extrémités par du papier noir ; sur le fond reposent quelques feuilles d'Aubépine, et le reste du cylindre est rempli de tiges foncées, sur lesquelles viennent se fixer les chenilles. Dans ces cylindres sombres, se développent au bout de deux semaines 39 chenilles des variétés foncées. Les autres cylindres furent fermés par du papier vert, et la nourriture fut composée de feuilles et bourgeons verts, sans aucune branche brune ; il en résulta 27 chenilles plus ou moins vertes et une brunâtre ; la ressemblance avec l'entourage était parfois accentuée par des touches de rouge, rappelant exactement la teinte des épines et une zone de la tige de la jeune Aubépine. Les couleurs, dans chacun des deux lots, n'étaient pas uniformes, mais la plus claire des larves des cylindres sombres



Fig. 116. — Homochromie de la chenille arpenteuse *Amphidasis betularia* : A, chenille brune, provenant d'un milieu renfermant beaucoup de branches brunes.
B, chenille d'un blanc opaque provenant d'un milieu où les tiges ont été cachées par du papier blanc enroulé, et les feuilles de nourriture dissimulées sous du papier (d'après Poulton, *Trans. ent. Soc. London*, 1892).

était plus brune que la plus foncée de celles développées dans les cylindres verts.

Une autre chenille (*Amphidasis betularia*) est également très sensible (fig. 116); dans un entourage vert (tiges vertes et feuilles de *Populus nigra*), les chenilles deviennent vertes en une semaine environ, et brun sombre lorsque beaucoup de tiges noires sont mélangées à la nourriture. Enfin Poulton a obtenu des chenilles curieusement blanches et opaques en mélangeant beaucoup de papier blanc à la nourriture, et en masquant les tiges par des bandes enroulées.

Les chenilles de l'*Eupithecia oblongata* ont une couleur très variable, jaune rougeâtre, bleu verdâtre ou grise, suivant la couleur des fleurs dont elles se nourrissent : Schröder a montré que la coloration est non pas d'origine nutriciale, comme on pourrait le penser, mais que ce sont les rayons colorés émis par les fleurs qui la déterminent ; il a divisé des chenilles d'une même ponte en plusieurs lots qui sont tous nourris d'une façon identique, mais reçoivent des rayons réfléchis par des morceaux de papier diversement colorés. Or, quand l'élevage est terminé, les chenilles de chaque lot présentent d'une façon plus ou moins accentuée la couleur des rayons dont elles ont subi l'influence. Il est probable que c'est par un processus analogue que l'abdomen jaune ou blanc des Thomises (*Misumena vatia*) s'harmonise au bout de quelques semaines avec la couleur des fleurs jaunes ou blanches sur lesquelles on les place.

Chez des Orthoptères d'une remarquable homochromie avec le sol, il semble bien que la période sensible est celle qui suit la mue pendant quelques heures; une fois la peau durcie et le pigment formé, la couleur reste fixe jusqu'à la mue suivante. Enfin, quelques chrysalides présentent aussi une ressemblance remarquable de coloris avec celui des surfaces sur lesquelles elles sont fixées; l'impression se fait dans les derniers jours de la vie de la chenille, lorsque celle-ci erre avant de se transformer en pupe : des chenilles de *Pieris napi*

qui se chrysalidèrent sur un fond orangé ou jaune, donnèrent des pupes qui, pour la plupart (42 sur 46), eurent une teinte verte avec très peu de ponctuations noires, de même que des chenilles élevées sur des feuilles vertes ; au contraire, celles qui se transformèrent sur un fond noir prirent en grande majorité une teinte foncée, gris cendré ou brun sombre avec taches noires.

Il ne faut pas oublier que cette action indiscutable de la lumière sur la genèse des pigments est inconstante (quelques individus échappent à son action) et infidèle (chenilles de *Pieris brassicæ* qui, se chrysalidant sur fond blanc, donnent des pupes à teintes grises, assez pigmentées, et non pas blanches), et qu'un nombre très considérable d'espèces sont parfaitement insensibles à l'action des rayons réfléchis.

II. Homochromie nutriciale. — Le pigment même des aliments peut être absorbé et se déposer ensuite, tel quel, dans les tissus : ainsi les jeunes *Archidoris tuberculata* (Arcachon) mangent les unes une Éponge jaune (*Dendoryx incrustans*), les autres une Éponge rouge (*Esperella œgagropila*), qui poussent souvent à côté l'une de l'autre sous la même pierre ; or les Doris sont exactement de la même couleur que l'Éponge qu'elles rongent, et cela non seulement à l'extérieur, mais même dans les viscères internes ; on se convainc facilement que c'est le pigment même de l'Éponge qui passe à l'état dissous dans l'organisme du Mollusque et se fixe dans les tissus de celui-ci. C'est de l'*homochromie nutriciale*. De même le Gastropode *Lamellaria perspicua*, qui mange des Synascidies de couleurs très variées, présente toujours une identité parfaite de teinte avec la Synascidie sur laquelle il est fixé temporairement ; le Polyclade *Cycloporus papillosus* de nos côtes est également homochrome avec les Botrylles qu'il ronge, et il sait se placer de telle façon qu'il y a concordance entre les marques colorées du Botrylle et le dessin de son propre tube intestinal ; quand on laisse jeûner les Cyclopores, ils se décolorent,

et en les replaçant sur des Botrylles jaunes, violets ou rouges, ils prennent en quatre ou cinq jours la teinte jaune, violette ou rouge de leur support.

Hypothèse de Wallace. — Wallace, suivi par la grande majorité des biologistes, a donné une explication extrêmement séduisante de l'homochromie ; il suppose, à bon droit semble-t-il, que le déguisement, assez parfait pour tromper l'œil exercé du naturaliste, est un moyen de défense, et que l'espèce homochrome est ainsi protégée contre ses ennemis qui chassent à la vue, tels que les Oiseaux ; sans doute quelques individus malchançeux, qui auront été aperçus sur un substratum non convenable ou lorsqu'ils se déplacent, seront détruits par les carnassiers, mais le plus grand nombre doit passer inaperçu grâce au déguisement, et propager l'espèce. La fixation des couleurs protectrices, quelle qu'en soit aujourd'hui la genèse individuelle, est due à l'action de la sélection naturelle ; par exemple, prenons comme point de départ une espèce à coloration indifférente, susceptible d'être chassée par un prédateur peu abondant ; parmi les différents individus, il s'en trouvera bien quelques-uns moins visibles que d'autres, soit parce qu'ils présentent par hasard une variation qui les rapproche de la teinte du milieu qu'ils fréquentent habituellement, soit qu'il aient l'instinct d'adopter temporairement un habitat dont la couleur rappelle la leur ; ces individus favorisés seront moins vus, donc moins détruits, et lègueront leurs particularités à leurs descendants, pour lesquels recommencera le même processus sélectif. Ainsi, petit à petit, la coloration évolue dans le sens de l'homochromie, jusqu'à ces surprenantes ressemblances que nous constatons aujourd'hui.

Si séduisante que soit la théorie de Wallace, il faut, avant de l'accepter, la soumettre au contrôle de l'expérience ; assurément, la coloration protectrice est très décevante pour l'Homme, à tel point que celui-ci a parfois songé, pour passer inaperçu, à des déguisements homochromes, manteau couleur

de muraille, costume noir des « souris d'hôtel », uniforme khaki; mais l'est-elle également pour les animaux en quête de proies? Il est bien évident que l'homochromie ne peut avoir d'effet que sur les carnassiers qui chassent à la vue, c'est-à-dire les Vertébrés, les Céphalopodes et quelques Insectes, et encore beaucoup d'entre eux se soucient fort peu des proies immobiles, fussent-elles fort visibles, et ne capturent que celles en mouvement.

Il est à peu près certain que si des Oiseaux prédateurs ont le choix entre des proies de même sorte, diversement colorées, ils capturent d'abord les plus apparentes : ainsi Davenport rapporte que 300 petits poulets blancs, noirs, ou à corps tacheté de gris et de jaune (ces derniers vaguement homochromes avec le sol), échappés d'un poulailler, ont été attaqués par trois Corneilles qui, dans l'espace de deux heures, ont tué surtout les noirs et les blancs. C'est probablement à cause de leur plus grande visibilité que les exemplaires albinos qui apparaissent de temps en temps chez divers Mammifères et Oiseaux sauvages, arrivent si rarement à l'état adulte, sauf chez la Taupe protégée par sa vie souterraine. On dit aussi que les races claires des Poissons d'étang (Carpes orangées, Tanches dorées) sont éliminées lentement par les Brochets, parce que plus visibles que les races sombres.

Mais d'autre part les expériences montrent que les Oiseaux ne se laissent pas tromper par les déguisements les plus raffinés : Judd place dans une grande cage, parmi des feuilles brunes de Chêne, un certain nombre d'Acridiens parfaitement homochromes avec elles, et il leur coupe les pattes pour qu'ils restent immobiles ; néanmoins, quatre espèces d'Oiseaux insectivores, introduits dans la cage, les ont trouvés instantanément et les ont dévorés ; de même des Charançons (*Sitones hispidulus*), ressemblant à de petites pierres et faisant le mort, sont placés sur du sable de même couleur, le dos seul faisant saillie ; ces Insectes, pratiquement invisibles pour l'Homme, ont été découverts facilement par un Oiseau et

piqués. Le fait est qu'on trouve dans l'estomac des Oiseaux les débris d'un grand nombre d'Insectes homochromiques, tels que des Sauterelles et Acridiens, des chenilles de Géomètres, voire même des chenilles souterraines d'*Agrotis* ; que les Oiseaux nocturnes capturent les Souris, Mulots et Musaraignes, qui sont parfaitement homochromes avec la terre ; que le Merle trouve à l'odorat des proies cachées, telles que des Vers blancs et Hannetons hypogés ; que dans le Soudan tous les Lézards et Oiseaux insectivores se nourrissent exclusivement des Orthoptères admirablement protégés qui vivent dans la savane et les marais à papyrus, etc. Faut-il en conclure que l'homochromie, qu'elle soit grossière ou précise, n'a qu'une valeur minime comme protection, et que très rares sont les individus qui échappent à la vue et à l'attaque *grâce* à elle ?

L'observation suivante est non moins troublante ; il y a parmi les animaux marins de nombreux cas d'homochromie d'une rare perfection, qui paraissent bien n'avoir aucune utilité défensive, par exemple ceux des Doris homochromes avec les Éponges, des *Lamellaria* et des *Cycloporus papillosus* homochromes avec les Synascidies qu'ils rongent, et de bien d'autres commensaux grands et petits, les espèces en question étant non comestibles, ou protégées très efficacement par d'autres procédés, ou n'ayant pas d'ennemi à pouvoir visuel développé. Il est même permis de se demander si, à la mer, l'homochromie précise est plus protectrice qu'une vague analogie de couleur, les conditions d'éclairement étant toutes autres que sur terre, et les Poissons carnassiers, fort myopes d'ailleurs, ne capturant guère que des proies en mouvement.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons retenir de l'étude de l'homochromie chez les animaux marins, que la ressemblance précise d'une Doris avec une Éponge, d'une Lamellaire ou d'un Cyclopore avec un Botrylle, est un phénomène fortuit, qui résulte de contingences diverses, mode spécial d'alimentation, qualités de solubilité du pigment, forme du corps aplatie,

tégument mamelonné, stéréopathie produisant l'immobilité. C'est un accident, un épiphénomène, qui aurait pu aussi bien ne pas se produire dans la vie de l'espèce ; il s'est produit, et les Doris ne s'en portent pas plus mal, mais il n'a pas été séparément et expressément déterminé, car son utilité défensive paraît nulle.

Origine et développement de l'homochromie chez les animaux terrestres. — Les couleurs propres à une espèce résultent certainement de facteurs très variés, ici le pigment même de la nourriture, là l'action des radiations lumineuses sur les téguments, ailleurs les produits du chimisme général ou l'effet de structures ; elles sont déterminées par des processus internes et le mode de vie. Aujourd'hui comme aux temps passés, les espèces qui étendent leur habitat ne peuvent le faire que s'il y a un certain accord entre les conditions générales de la place qu'elles tendent à occuper et leurs couleurs déterminées par les facteurs internes et externes. Une espèce susceptible d'être vue et mangée par les prédateurs habituels d'un milieu donné ne pourra s'y introduire et s'y maintenir que si les facteurs internes et externes lui ont donné une couleur telle qu'un nombre suffisant d'individus puisse échapper à la recherche. Il y a bien une action sélective, mais non comme la comprenait Wallace ; la sélection choisit, non pas entre les divers individus d'une espèce, mais entre les différentes espèces en voie d'extension, candidates à une place vide ; si l'homochromie est une condition nécessaire pour vivre dans un milieu donné, il faut bien que les formes élues soient homochromes avec celui ci, avant d'y entrer, ou qu'elles le soient en puissance, c'est-à-dire qu'elles le deviennent immédiatement sous l'action des facteurs externes du milieu ; il n'y a pas de place pour une sélection lente et graduelle. C'est ainsi que l'Acridien *Sphingonotus cœrulans*, parfaitement homochrome avec le sable fin des dunes du littoral landais, où on le trouve fréquemment à l'exclusion d'autres espèces,

vient incontestablement des landes gazonnées voisines, où il vit en compagnie d'autres Acridiens diversement colorés ; il est permis de penser que sa teinte blanc grisâtre, antérieure au peuplement des dunes, a facilité son extension dans ce milieu particulier. Les naturalistes qui, à Java et à Ceylan, ont vu les curieuses Phyllies (*Phyllium siccifolium* et *pulchrifolium*), rapportent qu'elles vivent de préférence sur les feuilles de Goyavier (*Psidium*) avec lesquelles les Insectes sont parfaitement homochromes ; on a même remarqué que ces feuilles présentent souvent un étranglement sub-terminal analogue à celui de l'abdomen des femelles. Or, le Goyavier n'est pas une plante indigène : il a été introduit d'Amérique il y a plus d'un siècle, et assurément la ressemblance des Phyllies et de leur support favori est toute fortuite, ce qui n'empêche pas qu'elle ait actuellement une valeur protectrice.

Mais s'il est facile de comprendre l'origine préadaptative des homochromies banales, une question s'impose pour les plus raffinées : résultent-elles d'une évolution orthogénétique, dirigée par la sélection vers une fin définie ? Ou bien toutes les homochromies sont-elles dues au hasard, à la réunion accidentelle de petites particularités isolées dans des espèces alliées, sans l'intervention d'aucun principe directeur ?

Il est difficile de répondre à cette question, mais il faut reconnaître que bien des arguments sont favorables à l'accident fortuit, si paradoxal que cela puisse paraître.

Quand on examine un *Kallima*, on voit que toute une série de facteurs concourent pour donner l'aspect d'une feuille sèche au Papillon posé ; les ailes se relèvent et s'appliquent étroitement l'une contre l'autre, attitude habituelle du Papillon diurne au repos ; les ailes inférieures se prolongent en une petite queue, simulant un pétiole de feuille, analogue à celle de notre *Machaon*, tandis que les ailes supérieures sont pointues en haut ; la nervure médiane de la feuille est simulée par deux traînées de couleur foncée, une qui ne

se trouve que sur la partie de l'aile supérieure non couverte au repos, et l'autre s'ajustant exactement à la précédente, allant jusqu'au pseudo-pétiole; cette ligne pigmentaire est connue également chez divers Papillons américains et indiens, *Cœnophlebia*, *Cœrois*, *Precis*, etc., qui ne ressemblent pas du tout à des feuilles; enfin les zones transparentes des ailes ne sont autres que les « miroirs », qui existent chez nombre de Papillons, par exemple nos *Argynnis*.

La ressemblance est donc obtenue par l'addition d'un certain nombre de petits détails, dont chacun n'a rien d'exceptionnel et se retrouve isolé chez des espèces voisines, mais dont la réunion produit une extraordinaire imitation de feuille sèche, plus ou moins réussie suivant les individus, qui diffèrent entre eux très notablement. Parmi les milliers d'espèces de Papillons présentant toutes les modalités possibles de couleurs, de formes et d'instincts, c'est une combinaison comme une autre, étonnante à cause de sa ressemblance avec un objet connu, ce qui lui a fait attribuer une grande importance qui du reste n'est pas autrement prouvée : B. Dean a vu, aux Philippines, les *Kallima* fréquenter des buissons verts, se poser sur des feuilles vertes, dans une région où il n'y avait pas, il est vrai, de feuilles mortes.

Ces considérations s'appliquent facilement à tous les cas d'homochromie parfaite; la chenille d'*Urapteryx*, qui ressemble tant à une ramille d'arbre fruitier, n'est-elle pas l'addition d'une attitude caractéristique des Arpenteuses, d'une certaine couleur de peau, de rugosités tégumentaires, de l'instinct de vivre sur certains végétaux ? Or, rien dans ces caractères n'est vraiment nouveau ; on les trouve isolés, çà et là, dans le groupe des Arpenteuses ; la chenille d'*Urapteryx* les réunit tous, fortuitement.

Cette manière de voir me paraît d'autant plus défendable qu'on trouve facilement dans la nature des étapes diverses vers l'homochromie, des homochromies en puissance, pour ainsi dire, auxquelles il ne manque qu'un facteur, qu'un

détail, pour devenir surprenantes. Doflein parle d'un Papillon de Ceylan, le *Precis iphita*, qui ne ressemble pas du tout à une feuille, mais qui a cependant une teinte brun sombre et une raie diagonale sur les ailes comme *Kallima*; quand il est poursuivi, il se pose sur les buissons et va s'insérer sur les rameaux entre les feuilles mortes ; il a la couleur et l'instinct, mais non la forme qui convient.

Un de nos Papillons, le *Catocala nupta*, a des ailes supérieures d'un gris varié, contrastant avec la vive couleur rouge et noire des ailes inférieures; quand il se pose, il a l'attitude qui convient, car il cache ses ailes inférieures sous les supérieures et s'applique bien à plat sur son support, mais il lui manque l'instinct du substratum approprié, car il se pose aussi souvent sur des vieux murs gris ou des écorces avec lesquels il se confond parfaitement, que sur des murs blancs où il est fort visible.

A la manière de voir que je viens d'exposer, on peut en opposer une autre, qui se rapprocherait de l'hypothèse de Wallace : les homochromies mimétiques seraient le résultat d'une orthogénèse constamment dirigée vers le but atteint actuellement, l'agent directeur étant une sélection de plus en plus précise exercée par des Oiseaux perfectionnant graduellement leurs organes visuels par une orthogénèse parallèle. On peut concevoir que si des Insectes habituellement pourchassés avaient des marques et des couleurs quelque peu variables, en mutation oscillante par exemple, les individus épargnés, au cours des âges, se rapprocheraient de plus en plus d'un objet commun de leur entourage habituel; mais si la sélection a cette rigueur et cette continuité, on comprend mal, d'autre part, qu'il y ait tant d'espèces dont l'homochromie n'est qu'approximative, et qui néanmoins persistent. Comment se fait-il que les *Helix nemoralis* et *hortensis* qui, après les pluies, s'exposent volontiers en pleine lumière sur les plantes, soient encore si visibles de par les couleurs contrastées de leur coquille ? Cependant ils sont la proie de plu-

sieurs carnassiers, entre autres le Merle vulgaire et la Grive, qui trouent la coquille d'un coup de bec et en arrachent l'animal ; et *Helix nemoralis*, vieille espèce qui date au moins du début du quaternaire, offre une quantité de variations dans le nombre des bandes noires et la couleur du fond ; il y a donc tout ce qu'il faut pour que ces *Helix* évoluent par sélection vers une forme moins visible, et cependant il n'en a rien été.

En somme, si l'on considère une faune en équilibre, on peut admettre qu'une certaine coloration protectrice est nécessaire aux espèces comestibles, susceptibles d'être la proie de carnassiers ; elle est un des nombreux facteurs de la persistance de l'espèce, et la sélection conservatrice se charge de la maintenir, en supprimant les individus qui s'en écartent. Quant aux copies exactes d'objets inanimés, il est presque aussi incroyable d'en attribuer la formation au hasard des combinaisons de formes et de couleurs qu'à l'action orthogénétique d'une sélection.

Exemples d'homochromie : Gamble et Keeble, Hippolyte varians : a study in colour-change (*Quart. Journ. micr. Sc.*, 43, 1900, 589). — Phlées : Magalhães, Contributions à l'histoire naturelle des Phlées (*Mém. Soc. Zool. France*, 22, 1910, 234) ; Pérez (Ch.), Sur les Phlæa, Hémiptères mimétiques des Lichens (*C. R. Soc. Biol. Paris*, 56, 1904, 429). — Thomises : Heckel, Sur le mimétisme de Thomisus onustus Walckenaer (*Bull. Sc. France Belg.*, 23, 1891, 347) ; Gadeau de Kerville, Sur l'homochromie protectrice des femelles du Misumena vatia Clerck (*Bull. Soc. Ent. France*, 1907, 145). — Revue du sujet : Plateau, La ressemblance protectrice dans le règne animal (*Bull. Acad. roy. Belgique*, 3ᵉ sér., 23, 1892, 89) : Beddard, *Animal coloration*, London, 1892 ; Poulton, *The colours of animals* (Intern. scient. Series, London, 1890 ; — id. —, *Essays on Evolution*, Oxford, 1889-1908 ; — id. —, The value of colour in the struggle for life (*Darwin and modern Science*, 1910, 271) ; Weismann, *Vorträge über Descendenztheorie*. 2 vol., Iena, 1902).

Genèse de l'homochromie : Cuénot, Contributions à la faune du bassin d'Arcachon. III : Doridiens (*Bull. Stat. biol. Arcachon*, 7, 1903, 4). — Schröder, Experimentelle Untersuchungen bei den Schmetterlingen und deren Entwickelungszuständen (*Illust. Woch. Entom.*, 1, 1896, 133).

Efficacité de l'homochromie : Davenport, Elimination of self-

coloured birds (*Nature*, 78, 1898, 101). — Judd, The efficiency of some protective adaptations in securing Insects from Birds (*Amer. Natur.*, 33, 1899, 461). — Doflein, Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit (*Biol. Centr.*, 28, 1908, 243). — Pritchett, Some experiments in feeding Lizards with protectively coloured Insects (*Biol. Bull.*, 5, 1903, 271).

LA COLORATION PRÉMONITRICE

Contrastant avec les animaux à coloration protectrice ou simplement indifférente, il en est d'autres revêtus de couleurs brillantes ou de marques caractéristiques qui les rendent particulièrement visibles, même de loin, par exemple les Coccinelles si remarquables par leurs élytres jaunes ou rouges parsemées de points noirs, les Carabes et les Chrysoméliens aux teintes métalliques, les Punaises des bois (*Pyrrhocoris apterus*) rouges et noires, les Guêpes jaunes annelées de noir, la Limace rouge (*Arion*), la Salamandre terrestre noire et jaune, les Poissons magnifiquement colorés des récifs madréporiques, etc.

Le plus souvent, ces animaux ne se dissimulent pas, comme s'ils n'avaient rien à redouter ; Wallace, considérant que ces animaux brillamment colorés possèdent en effet des moyens de défense efficaces, saignée réflexe des Coccinelles, odeurs repoussantes des Carabes, aiguillon empoisonné, mucus collant ou glandes à venin, a pensé très ingénieusement que les vives couleurs s'étaient développées par sélection naturelle avec l'effet explicite de mettre l'animal en évidence ; car il paraît bien que les carnassiers apprennent, par des essais effectués dans le jeune âge et renouvelés de temps en temps, à reconnaître quelles sont les espèces comestibles et celles qui ne le sont pas [1] ; les non-comestibles ont donc

1. Ainsi Doflein note qu'à Ceylan, trois Papillons sont constamment dédaignés par les Oiseaux (*Merops*) qui attaquent ce groupe d'Insectes : ce sont l'*Ornithoptera darsius*, dont les chenilles se nourrissent d'une Aristoloche toxique qui donne au Papillon un goût désagréable ; les *Euploea* et les *Danaïs*, à organes odorants ; au contraire, les *Papilio* sont constamment mangés.

tout avantage à avoir des couleurs voyantes et contrastées, bien reconnaissables, ou des marques caractéristiques (ocelles) dont le souvenir se grave dans la mémoire de leurs ennemis possibles, de façon à ne pas être confondues avec les espèces voisines comestibles, et par suite à éviter un coup de bec ou de dent, attaque inutile mais néanmoins dangereuse : c'est une *coloration avertissante* ou *prémonitrice*. La relation est telle, d'après Wallace, que lorsqu'une espèce a des couleurs voyantes, on peut prédire qu'elle n'est pas comestible ; le fait est, comme le remarque Doflein, qu'on n'apporte sur les marchés japonais que très peu des Poissons brillamment colorés qui abondent sur les côtes, parce que les pêcheurs les tiennent pour immangeables et dangereux.

Il faut bien dire que ces intéressantes généralisations ne sont qu'approximativement exactes ; il y a beaucoup d'espèces très bien défendues qui n'ont pas de colorations brillantes ; au contraire, elles peuvent avoir des teintes peu visibles ou homochromiques (les Doris, divers Pentatomides, la Torpille, le Crapaud, la Vipère, etc.). Si de nombreuses expériences ont montré que les espèces à couleurs voyantes sont en général dédaignées par la plupart des prédateurs de leur milieu, à moins que ceux-ci ne soient très affamés, il ne faut pas oublier que la non-comestibilité est toujours relative : les Coccinelles, qui sont peu ou point attaquées par les Oiseaux et les Batraciens, sont souvent mangées par les Lézards ; beaucoup d'Oiseaux dévorent des Guêpes et des Insectes à sécrétions malodorantes ; les Actinies, rarement inquiétées par les Poissons et les Crustacés, sont la proie exclusive des Éolidiens. Il est donc possible que si la couleur prémonitrice peut constituer un certain avantage vis-à-vis des Oiseaux, en réveillant plus facilement chez eux le souvenir d'essais désagréables, cet avantage est légèrement compensé par une visibilité plus grande vis-à-vis d'autres prédateurs.

Enfin, les Poissons des récifs madréporiques, qui ont les plus belles couleurs et les marques les plus visibles que l'on

puisse imaginer, sont parfaitement comestibles pour les Poissons carnassiers des environs, mais il est impossible à ces derniers de les poursuivre dans les méandres des madrépores, où ils se réfugient à la moindre alerte et qu'ils ne quittent jamais sous peine d'être dévorés.

En somme, il ne paraît pas que les couleurs voyantes soient un pavillon avertissant le carnassier de l'inutilité de son attaque, et constituent un avantage pour l'animal qui les possède ; il est beaucoup plus satisfaisant de dire que les formes bien défendues, soit par des moyens de fuite rapide (Poissons des récifs), soit par un mode de vie caché (Salamandre), par des odeurs repoussantes ou une cuirasse sans défaut, qui leur permettent d'échapper à la plupart de leurs ennemis possibles, sont les seules qui puissent se permettre des couleurs voyantes ; celles-ci ne sont pas précisément avantageuses, mais elles n'ont pas non plus grands inconvénients.

Bonne bibliographie du sujet dans Reighard, A experimental field-study of warning coloration in Coral-reef Fishes (*Papers from the Tortugas laboratory of the Carnegie Institution*, 2, 1908, 257).

LE MIMÉTISME

On désigne sous le nom de *mimétisme* la ressemblance extérieure frappante qui existe parfois entre deux espèces de groupes plus ou moins éloignés, ressemblance qui n'est pas motivée par un genre de vie identique, mais se rapporte à la protection de l'une des deux formes. On ne regardera pas comme mimétisme l'identité d'aspect d'un *Glomeris* (Diplopode) et d'un *Armadillidium* (Crustacé Isopode), car ils ont exactement le même genre de vie, à tel point qu'on les trouve parfois sous les mêmes pierres ; c'est un cas de convergence évolutive dont ni l'un ni l'autre ne retire avantage. Mais il y mimétisme entre le Papillon *Trochilium apiforme* et la Guêpe *Vespa crabro* : la ressemblance extérieure est vraiment saisissante : ailes enfumées, pattes et antennes brunes, abdomen et

thorax marqués de zones jaunes alternant avec des bandes noires, vol robuste et bruyant en plein soleil (au mois de juin); cette ressemblance est du reste toute superficielle et comme destinée à l'illusion, car le jaune de la Guêpe est une couleur propre des téguments, tandis que chez le Papillon elle est due à des écailles et s'efface par le frottement. La Guêpe frelon est un animal craint par l'Homme et sans doute par les insectivores (les Épeires, dit-on, libèrent les Guêpes prises dans leurs toiles), en raison de son terrible aiguillon empoisonné; elle a des couleurs tranchées et bien reconnaissables; aussi est-il très naturel de penser que le *Trochilium*, animal inoffensif et assez rare, est protégé par son mimétisme contre l'attaque possible des insectivores, qui la confondent avec la Guêpe, animal redouté et commun.

Voici d'autres exemples de mimétisme : dans la région de l'Amazone, il y a des *Dismorphia* (Papillons du groupe des Piérides, dont le nom générique indique l'aspect trompeur), qui ont les ailes oblongues comme celles des Héliconides et leurs brillantes couleurs et marques caractéristiques, tandis que d'autres *Dismorphia* ont l'aspect et les teintes habituelles des Piérides, c'est-à-dire de notre commun Papillon blanc du Chou. Or, les Héliconides ont un goût et une odeur désagréables, et paraissent dédaignés par les insectivores, qui les reconnaissent à leurs couleurs tranchées; les Piérides peu nombreux, qui vivent mélangés aux troupes d'Héliconides, profitent de la confusion et échappent ainsi à leurs ennemis.

Dans les régions tropicales riches en Lépidoptères du vieux monde et en Australie, ce sont les grandes familles des Danaïdes, des Euplœides et des Acræides qui jouent le rôle des Héliconides, et qui sont mimées par des *Papilio* (fig. 117), des Nymphalides (*Diadema*), et des Satyrides.

Parfois, c'est la femelle seule qui copie diverses formes (fig. 105), le mâle, peut-être moins précieux pour l'espèce, conservant les couleurs habituelles et la forme normale de la famille; c'est ainsi que le mâle du Piéride *Perrhybris pyrrha*

de l'Amérique du Sud est blanc, tandis que la femelle mime le *Mechanitis polymnia* brillamment coloré; il en est de même pour le *Diadema misippus* (Malaisie, Inde, Afrique) dont la femelle seule copie *Danaïs chrysippus* et ses variétés locales.

Citons encore, parmi les Insectes, le Diptère *Eristalis tenax*



Fig. 117. — A, *Danaïs tytia*, forme mimée ; en *g*, glandes de l'aile qui sécrètent un produit nauséabond ; B, *Papilio agestor*, forme mimante (Indo-Australie).

qui est la copie de notre Abeille commune et se pose souvent en même temps qu'elle sur les fleurs; un grand nombre d'Insectes vespiformes, rappelant les Guêpes par leur abdomen jaune cerclé de bandes noires, comme les Diptères *Sericomya*, *Helophilus*, *Chrysotoxum*, *Spilomya vespiformis*, et à un bien moindre degré, les *Clytus*, Coléoptères dont les élytres noires sont marquées de zones transversales jaunes. Les Fourmis sont souvent copiées : des Araignées (genre *Micaria*, *Myrma-*

rachne formicaria et d'autres espèces exotiques) leur ressemblent curieusement par leur aspect général, leur couleur sombre et leurs mouvements ; la larve du Locustide *Eurycorypha* (Afrique), qui vit sur des ramilles en compagnie des Fourmis *Camponotus* et *Myrmica*, présente à l'état jeune une extraordinaire ressemblance avec celles-ci.

Parmi les Reptiles, il y a plusieurs Serpents inoffensifs de Mexico (*Coronella*) et de l'Amérique tropicale, qui miment les redoutables *Elaps* annelés de noir, blanc et rouge. *Tropidonotus viperinus* d'Europe, comme l'indique son nom, ressemble beaucoup par ses marques pigmentées à *Vipera berus*, ainsi que l'inoffensive *Coronella austriaca*, que les paysans ne manquent pas de prendre pour une Vipère. Enfin, notre Coucou (*Cuculus canorus*) a exactement le plumage de l'Épervier (*Accipiter nisus*), à tel point que les garde-chasse tuent souvent, paraît-il, des Coucous pris pour des Éperviers ; mais de près, la confusion n'est plus possible, les têtes étant nettement différentes.

Enfin, nous rapprocherons du mimétisme, avec quelque réserve, des ressemblances assez bizarres, comme celles de la chenille du *Chœrocampa elpenor* et du Papillon *Caligo* : la première a sur les quatrième et cinquième segments du corps deux grosses taches oculiformes cerclées de noir ; quand elle est inquiétée, la tête et les anneaux antérieurs se rétractent, de sorte que le quatrième se renfle fortement, et qu'on croirait voir une sorte de tête de Serpent avec des yeux largement ouverts ; d'après quelques observations, il paraît que de petits Oiseaux et des Lézards peuvent être effrayés par cette singulière apparition.

Le *Caligo* de Guyane et du Brésil est un très grand Papillon (fig. 118), qui se pose sur les lianes la tête en bas, paraît-il, ouvrant ses ailes dont il montre le dessous orné de grandes ocelles qui ressemblent étrangement aux yeux d'une Chouette, et qui se détachent sur un fond strié gris et brun rappelant assez le plumage de cet Oiseau ; il est possible que cette appa-

rence effraie de petits Mammifères ou des Oiseaux qui craignent les Rapaces nocturnes.

Le fait extraordinaire du mimétisme a reçu de Bates et Wallace (1862) une explication très séduisante : ils ont remarqué que les animaux copiés présentent généralement une coloration prémonitrice, corollaire de la non-comestibi-



Fig. 118. — *Caligo* (Amérique du Sud), vu par la face inférieure dans la position de repos (d'après Laloy).

lité, de sorte qu'ils ne sont que rarement attaqués par les prédateurs de leur milieu : si une espèce comestible, ne comptant qu'un petit nombre d'individus, copie l'espèce bien défendue assez exactement pour que la confusion soit possible de loin ou de près, il est évident que la première tirera un bénéfice considérable de la ressemblance et échappera en grande partie à ses ennemis possibles. Le mimétisme a pu se développer par une action lente de la sélection naturelle, épargnant à chaque génération les individus de l'espèce comestible qui se rapprochaient le plus de la forme non attaquée; petit à petit, la ressemblance, d'abord vague, s'est accentuée jusqu'à atteindre une telle perfection que des collectionneurs novices s'y

trompent et mélangent dans leurs boîtes les Piérides et les Héliconides de l'Amérique tropicale.

Si cette vue est exacte, on pourrait concevoir des ressemblances s'adressant à d'autres sens que celui de la vue, par exemple un mimétisme olfactif, c'est-à-dire l'acquisition par une espèce comestible de l'odeur à laquelle un prédateur reconnaît une espèce immangeable; mais l'Homme est si mal doué au point de vue de l'odorat qu'il est mal placé pour s'en apercevoir. Peut-être existe-t-il un cas de mimétisme auditif : il paraît[1] que parfois le Hibou mineur (*Speotyto cunicularia*) des prairies des États-Unis, imite le bruit caractéristique du Serpent à sonnettes et effraie ainsi les Chevaux et les Hommes.

Avant de critiquer la théorie du mimétisme, nous exposerons encore deux de ses modalités.

Mimétisme isotypique. — Le mimétisme isotypique (terme proposé par Giard) est la ressemblance qui existe parfois entre espèces *immunes* du même pays, de sorte qu'on ne peut attribuer au phénomène une signification défensive. Ainsi, dans quatre familles de l'Amérique du Sud, Danaïdes, Néotropines, Héliconides et Acræides, qui paraissent avoir un goût désagréable et ne sont pas attaquées par les insectivores, il y a dans un lieu donné des espèces qui montrent des dessins semblables et de même couleur, de sorte qu'elles ont comme un air de famille (Danaïde *Lycorea*, Héliconide *Heliconius eucrate*, Néotropine *Mechanitis lysimnia* du Brésil). Quel avantage peuvent-elles retirer de cette ressemblance ? Fritz Müller (1879) a trouvé une explication extrêmement ingénieuse : comme on sait, les Oiseaux apprennent individuellement dans leur jeune âge, en sacrifiant dans leurs essais un certain nombre de Papillons, quels sont les comestibles et ceux qui ne le sont pas ; ils gardent le souvenir des marques caractéristiques et n'attaquent plus les espèces que leur expérience leur a

1. Loomis, A note of the Prairie-dog Owl which ressembles the Rattlesnake's Rattle (*Amer. Natur.*, 41, 1907, 725).

démontré être immangeables. Or, si plusieurs espèces non comestibles, plus ou moins nombreuses comme individus, ont les mêmes marques colorées, on voit le grand avantage qui en résulte pour chacune d'elles : l'Oiseau a moins d'essais à faire, car il confond les espèces, et le sacrifice se répartit entre elles au prorata de leurs représentants ; c'est une sorte d'assurance mutuelle, dont le profit est considérable pour les espèces rares.

Dans notre pays, on peut considérer comme mimétisme isotypique la ressemblance très grande qui existe entre le Papillon *Euchelia Jacobeæ* et beaucoup d'espèces de *Zygæna*, tous non comestibles ; l'aspect Guêpe, si fréquent chez les Hyménoptères à aiguillon, en est encore un exemple, de même que le mimétisme entre les Serpents venimeux de la Guyane appartenant aux genres *Elaps*, *Scolecophis* et *Erythrolamprus*.

Mimétisme parasitaire. — La ressemblance qui existe souvent entre un hôte et son parasite est autrement difficile à interpréter : c'est le cas de Diptères du genre *Volucella* qui ressemblent singulièrement à des Hyménoptères (fig. 119) : *V. zonaria* et *inanis* suggèrent des Guêpes, *V. bombylans* (type et variétés) des Bourdons. Or, on sait que les deux premières espèces entrent dans le nid de certaines *Vespa* pour y déposer leurs œufs, et que leurs larves ravagent le couvain des nids ; la troisième espèce pond dans les nids de divers *Bombus*. La ressemblance entre la Mouche et l'Hyménoptère a-t-elle pour effet de tromper ce dernier, lorsque la Volucelle vient pondre dans son nid ? C'est tout à fait improbable, car les Insectes se reconnaissent surtout par l'odorat, et *Volucella pellucens*, qui pond aussi dans les nids de *Vespa*, n'a pas du tout l'aspect d'une Guêpe.

Certains commensaux des Fourmis ont une surprenante ressemblance avec leurs hôtes : un Staphylin (*Leptanillophilus*) qui vit chez *Leptanilla*, la mime à un tel point qu'il est impossible de les distinguer à l'œil nu ; à noter que l'hôte et le commensal sont *tous deux aveugles*. Une Araignée (*Salticus plata-*

toides) qui vit dans le nid des *Œcophylla* de Ceylan, copie très exactement l'ouvrière par sa forme, sa couleur et ses allures.

Enfin, il est curieux et parfaitement incompréhensible que les œufs du Coucou, très variables de teinte, soient, dans 51 p. 100 des cas, identiques ou analogues comme couleur aux



Fig. 119. — A gauche, *Volucella bombylans* (Diptère) ; à droite *Bombus lapidarius* (Hymenoptère) (d'après Laloy).

œufs des nids de Passereaux où la mère Coucou dépose son œuf. Or, il semble bien que les propriétaires légitimes du nid se soucient fort peu (au moins à notre époque) de la plus ou moins grande ressemblance de l'œuf parasite avec les leurs, de sorte qu'on ne voit vraiment pas ce qui pousse la mère Coucou à rechercher des œufs homochromes avec le sien.

Critique des théories du mimétisme. — Le phénomène du mimétisme a excité un tel intérêt que, voulant en multiplier les exemples, on a rassemblé sous ce vocable des cas de ressemblances de tous ordres ; c'étaient autant de points faibles pour la théorie, et il n'est pas surprenant qu'on l'ait critiquée si fortement, et même qualifiée de roman.

Avant tout, il faut retirer de la catégorie mimétisme tout ce qui est susceptible d'une autre interprétation, c'est-à-dire les ressemblances de convergence et les mutations de valeur atavique.

A. Dans des pays très éloignés l'un de l'autre, on a rencontré des formes non parentes, qui sont cependant tout à fait identiques d'aspect : ainsi pour les Papillons *Semnia auritalis* du Brésil et *Caryatis viridis* du Kameroun ; il est vraiment impossible que l'un mime l'autre dans le présent, et il est plus que douteux que cela ait pu être dans le passé. Aussi, faut-il y voir un de ces nombreux cas de convergence évolutive, qui a produit un résultat identique avec deux points de départ probablement différents. Si la convergence touche deux formes du même pays, on a l'exemple de l'*Euchelia jacobeæ* et de diverses *Zygæna* qui sont presque identiques lorsqu'on regarde des exemplaires piqués en collection, mais qui ne peuvent pas être confondus dans la nature tant par leur habitat différent que par leurs allures autres, sans compter un écart notable dans leur époque d'apparition. Rien d'étonnant à ce qu'il y ait un air de famille entre des Papillons de groupes différents habitant un même pays (mimétisme isotypique), de sorte qu'ils ont un type de coloration spécial lorsqu'on les examine par localités ; non seulement la convergence évolutive est possible, mais l'identité des influences climatiques peut déterminer des fluctuations qui auront beaucoup de chances d'être semblables chez des animaux de même organisation ; nous en avons vu des exemples en étudiant la Variation de place.

B. Enfin, il ne faut pas parler de mimétisme à propos de la ressemblance de la femelle du *Papilio Memnon* (forme *Achates*) avec le *Papilio Coon* (fig. 104) : jadis, ces deux espèces étaient très proches et à peu près semblables ; l'une a gardé son type, l'autre a évolué comme nous l'avons montré dans un précédent chapitre ; la mutation spéciale *Achates* est le dernier reste de l'état ancien de l'espèce.

Après ces éliminations, il ne reste plus que des cas de vrais mimétisme : *Trochilium-Vespa*, Piérides-Héliconides, Papilionides-Danaïdes, etc., qui doivent remplir les conditions suivantes :

1° L'espèce mimante se présente seulement dans les mêmes

régions et occupe les mêmes stations que l'espèce mimée, dont elle a acquis aussi le port et les habitudes.

2° L'espèce mimante compte toujours beaucoup moins d'individus que l'espèce mimée.

3° L'espèce mimante diffère du type normal de son groupe seulement par des caractères extérieurs et visibles, capables de produire l'illusion ; les caractères internes et invisibles ne sont jamais modifiés, ce qui permet de retrouver facilement les affinités des espèces mimantes.

4° Presque toujours les espèces mimées ont une coloration prémonitrice ; en tous cas, elles sont munies de puissants moyens de défense qui écartent la majorité des prédateurs de leur milieu.

Après ces limitations et ces précisions, on peut poser utilement deux questions : 1° le mimétisme a-t-il un effet défensif pour l'espèce mimante ? 2° comment s'est-il développé ?

L'espèce mimante est-elle protégée par sa ressemblance avec une espèce bien défendue ? — D'abord, y a-t-il des espèces bien défendues ? On n'a pas manqué de faire remarquer que la non-comestibilité est une qualité toute relative vis-à-vis de tel carnassier, et qui dépend encore de l'appétit de celui-ci : la Rainette (*Hyla viridis*) à qui l'on offre des *Zygæna filipendulæ*, les avale, mais les crache aussitôt en tirant la langue avec dégoût, tandis que le *Bombinator pachypus* les mange volontiers ; il est bien connu que le Crapaud et de nombreux Oiseaux sont grands mangeurs d'Abeilles, etc. ; quand on examine le contenu stomacal d'Oiseaux ou de Reptiles pris à l'état sauvage, on y trouve communément toutes sortes de formes qui sont considérées comme bien défendues (Fourmis, Carabiques, Hémiptères, Araignées). Enfin les Oiseaux et Mammifères qui se nourrissent de Serpents attaquent aussi bien, paraît-il, les espèces venimeuses que celles qui ne le sont pas, de sorte qu'il ne servirait en rien à une Couleuvre de ressembler à un *Elaps*.

Évidemment les moyens de défense n'ont pas une efficacité absolue, qu'on n'a du reste jamais pensé à leur attribuer, mais il suffit qu'elle soit relative ; les expériences aussi bien que les observations dans la Nature montrent très suffisamment qu'il y a des espèces peu pourchassées par les prédateurs, bien qu'abondantes en individus ; et il est impossible de contester que ce que l'on appelle moyens de défense est un des nombreux facteurs de la persistance et de l'équilibre de ces espèces.

Les Oiseaux, aux sens tout différents des nôtres, sont-ils trompés par ces ressemblances qui abusent l'Homme ? Assurément, certains d'entre eux ont un extraordinaire pouvoir de discrimination ; il paraît que les Poules apprennent à distinguer les ouvrières d'Abeilles des faux-bourdons qui ne piquent pas, que le Rossignol qui mange les Abeilles mâles vivantes ou mortes, ne touche même pas aux ouvrières mortes, enfin que le *Tyrannus pipiri* d'Amérique choisit exclusivement les faux-bourdons (il mange aussi le Diptère *Eristalis tenax* qui ressemble aux Abeilles). Mais cela ne prouve pas que les Oiseaux chasseurs de Papillons, dans l'Amérique tropicale, en Afrique, à Ceylan, ne se trompent pas quelquefois ; la série d'actes réflexes qui est déclanchée par la vue d'un Insecte comestible peut très bien ne pas être mise en branle par un Papillon mimétique mélangé aux essaims de son modèle. Cependant il faut reconnaître qu'il n'y a pas de preuve directe ou expérimentale de la valeur protectrice de la ressemblance mimétique, et que toute cette partie de la théorie est une pure conjecture.

Comment le mimétisme s'est-il développé? — La ressemblance entre forme copiante et espèce mimée, dans les cas typiques de mimétisme, est-elle aussi une convergence évolutive, en somme un hasard, qui peut avoir aujourd'hui un effet utile, mais qui s'est développée indépendamment de l'utilité ? C'est peu croyable, quand on voit la précision de certaines copies. Le mimétisme serait-il le résultat d'une orthogénèse constamment dirigée vers l'imitation parfaite d'un animal relativement immun d'attaques, l'agent directeur étant une

sélection de plus en plus précise exercée par des Oiseaux qui perfectionnaient graduellement leurs organes visuels? C'est tout aussi invraisemblable. Sachons reconnaître que l'origine et la signification du mimétisme sont des problèmes non résolus.

Livres de Beddard, Poulton, Weismann, cités au Chapitre *Coloration protectrice*. — Doflein, *Ostasienfahrt*, Leipzig, 1906. — Kunckel d'Herculais, *Organisation et développement des Volucelles*, Paris, 1875. — Vosseler, Die Gattung Myrmecophana (*Zool. Jahrb. Syst.*, 27, 1908, 157).

Critiques : Piepers, Mimétisme (3e *Congr. intern. Zool. Leyde*, 1895, 460). — Kathariner, Werden die fliegenden Schmetterlinge von Vögeln verfolgt? (*Biol. Centr.*, 18, 1898, 680). — Werner, Das Ende der Mimikry Hypothese? (*Biol. Centr.*, 27, 1907, 174) ; Nochmals Mimikry und Schutzfärbung (*Biol. Centr.*, 28, 1908, 567).

L'ORIGINE DES PLEURONECTES

Les Pleuronectes ou Poissons plats constituent une exception extraordinaire parmi les Vertébrés, puisqu'ils ont perdu la symétrie bilatérale à ce point qu'ils reposent sur une face du corps et que leurs deux yeux se trouvent sur la face opposée. Comment ces espèces de monstres ont-ils pu se développer?

On sait que les Pleuronectes très jeunes sont des Poissons normaux à yeux symétriques (fig. 120), pourvus d'une vessie natatoire, qui nagent à la surface ; quand ils atteignent environ 1 centimètre de long, la métamorphose commence ; ils nagent d'abord sur un côté, puis tombent sur le fond; l'œil du côté inférieur, sous l'action de ses muscles, se tord vers le haut avec vigueur ; la région orbitaire très mince et flexible cède à la pression, et il se produit une torsion localisée du crâne dans la région frontale et préfrontale. L'œil inférieur passe ainsi sur la tranche dorsale et, au bout de trois jours environ, sur la face supérieure; entre temps, une ossification frontale et préfrontale contribue du côté externe à former à l'œil migrant une orbite complète qui ne lui laisse qu'une direction de mouvement ; la vessie natatoire s'atrophie com-

plètement. Plus tard la nageoire dorsale croît en avant et vient se souder au plafond du crâne, occupant une fausse ligne médiane qui sépare la face inférieure de la supérieure.

Pour que cette ontogénèse suive la marche qui vient d'être indiquée, une condition nécessaire est la grande minceur de la cloison interoculaire; en effet, si par une anomalie du

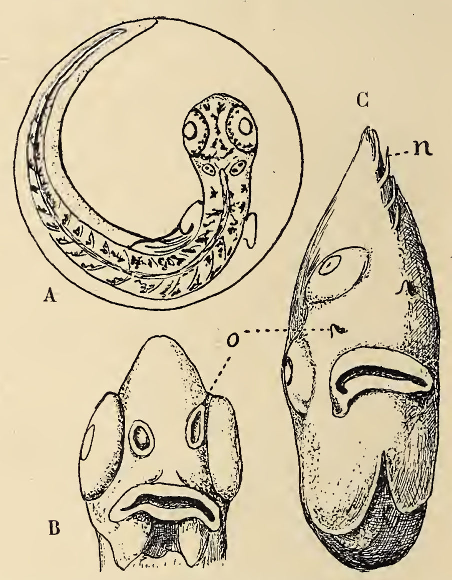


Fig. 120. — A, œuf de *Pleuronectes platessa,* renfermant un embryon bien symétrique (d'après Ehrenbaum).
B et C, extrémités antérieures de *Pseudopleuronectes americanus,* vues de face, la première avant la torsion, la seconde après l'émigration de l'œil gauche : *n*, nageoire dorsale ; *o*, orifice olfactif (d'après S. Williams, *Bull. Harvard*, 40, 1902).

reste très rare, celle-ci est plus épaisse que d'ordinaire (comme chez un Flet de 8 centimètres de long, décrit par Thilo), la torsion crânienne ne peut pas se produire, l'animal garde les yeux symétriques de la larve et la nageoire dorsale ne rejoint pas le crâne (fig. 121). Enfin, il paraît prouvé que la période de migration oculaire est une crise qui s'accompagne d'une grande mortalité.

La coloration blanche de la face aveugle est actuellement due à deux facteurs : 1° un facteur interne, probablement

nerveux, qui résulte sans doute de la torsion de la tête et des yeux, et qui inhibe le développement du pigment sur cette face inférieure; 2° un facteur externe, qui est l'absence de lumière reçue par cette face. On peut se représenter l'effet propre de chacun de ces deux facteurs; par exemple, on rencontre assez souvent dans la nature des Soles, Flets, etc. (fig. 122, A), chez lesquels le premier facteur n'a pas joué pour une raison mal connue, peut-être en relation avec une torsion

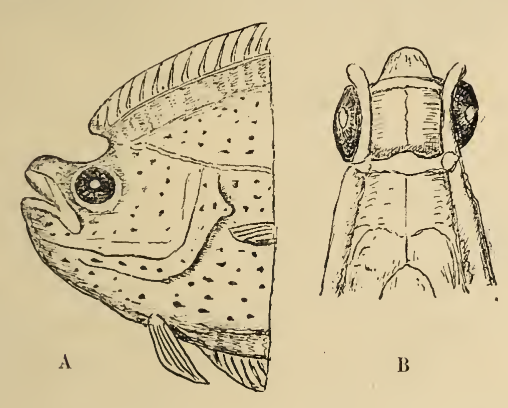


Fig. 121. — A, vue du côté gauche d'un *Pleuronectes flesus*, long de 8 cm. (Baltique), chez lequel la migration de l'œil ne s'est pas effectuée, de sorte que le Poisson est resté symétrique.
B, crâne du même Flet, vu d'en dessus, montrant la largeur anormale de la cloison inter-orbitaire, qui a probablement empêché la migration de l'œil (d'après Thilo, *Biol. Centr.*, 28, 1908).

incomplète ou tardive du crâne; la face aveugle (sauf cependant la région buccale) est aussi colorée que la face oculée, bien qu'elle n'ait pas plus reçu de lumière que chez un Pleuronecte normal.

D'autre part, Cunningham a placé de jeunes Flets dans un aquarium éclairé par en dessous à l'aide d'un miroir, et recouvert d'un couvercle opaque; au bout de 4 à 14 mois, ils ont montré une notable pigmentation sur la face inférieure, variant beaucoup d'intensité suivant les individus (fig. 122, B). Le facteur externe a une action bien moins forte que le facteur interne, car la pigmentation obtenue par action directe de la

lumière n'est pas comparable à celle qui se produit naturellement sur les individus à deux faces colorées.

Il n'est pas douteux que ces Poissons étrangement déformés

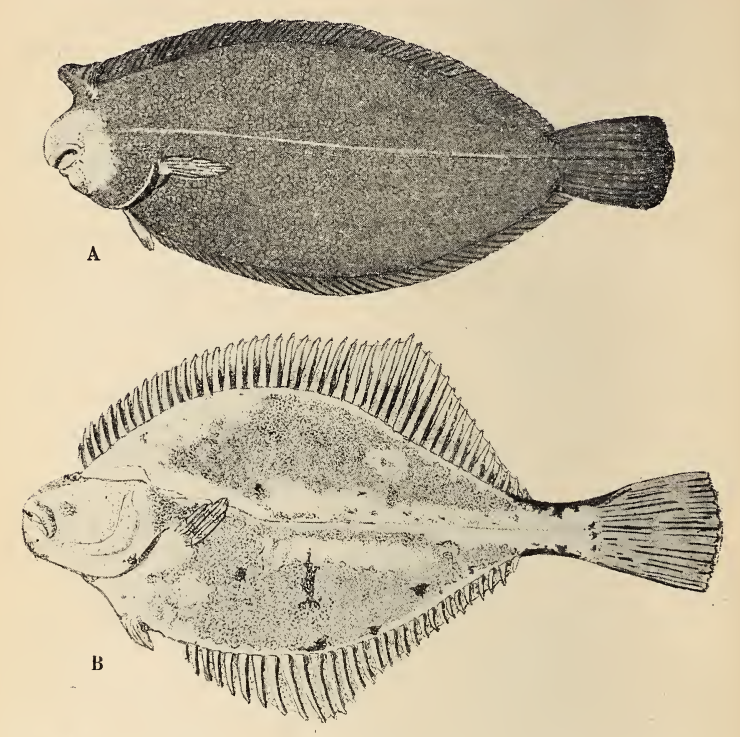


Fig. 122. — A, individu anormal de *Solea vulgaris* (Arcachon), présentant une coloration de la face aveugle (gauche) aussi forte que celle de la face oculée.
B, *Pleuronectes flesus*, vu par la face blanche aveugle, qui a subi pendant treize mois l'action de la lumière dans un aquarium éclairé par en dessous (d'après Cunningham et Mac Munn, *Phil. Trans. roy. Soc. London*, 184 B, 1893).

dérivent, comme l'indique leur ontogénèse, d'une forme symétrique. On peut supposer que l'ancêtre commun du groupe était un Poisson *nageur, très aplati*, avec des yeux très près du bord supérieur de la tête, et des frontaux étroits et allongés dans le sens dorso-ventral ; en somme, quelque chose ressemblant beaucoup à l'*Amphistium paradoxum,* fossile dans l'éocène supérieur d'Europe (fig. 123), ou encore au *Zeus faber*

actuel, que Boulenger place au voisinage des Poissons plats dans le groupe des *Zeorhombi*.

Pour expliquer l'apparition du type Pleuronecte, Darwin a surtout invoqué des facteurs lamarckiens ; il attribue les premières phases à l'habitude avantageuse pour l'individu et l'espèce de regarder en haut avec les deux yeux, tout en restant couché sur le côté; le défaut de coloration de la face infé-

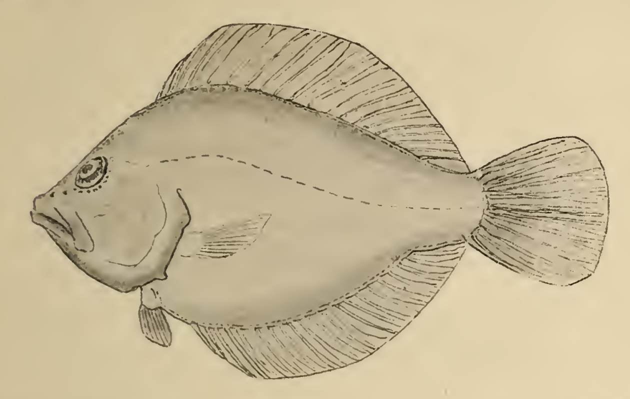


Fig. 123. — Reconstitution de l'*Amphistium paradoxum* (éocène supérieur), ancêtre possible des Pleuronectes.

rieure serait en relation avec l'absence de lumière, comme les colorations claires des faces ventrales de tant de Vertébrés.

Mais pourquoi invoquer les effets excessivement lents de l'effort ? Il y a une cause actuelle qui *de novo* pour chaque individu détermine d'abord la verse sur un côté défini, puis la migration oculaire, puis la non-pigmentation de la face aveugle, caractères incontestablement corrélatifs ; n'est-il pas évident qu'il y a eu formation brusque du premier Pleuronecte avec tous ses caractères, le jour où il y a eu coexistence des causes déterminantes et des dispositifs osseux et musculaires permettant la migration de l'œil ? Et il a vécu et reproduit le jour où il a trouvé une place vide que sa conformation singulière lui permettait d'habiter.

Il semble bien que les causes déterminantes ont été une asymétrie organique intime (dont il y a des indices chez *Zeus*)

et une orthogénèse régressive de la vessie natatoire, plus ou moins accentuée suivant les races. Lorsque cette régression a atteint un certain degré, les nageurs les plus lourds sont devenus forcément benthiques, à l'exemple de tant d'autres Poissons dépourvus de vessie natatoire ; comme ils étaient plats, ils se sont forcément couchés sur un flanc, comme font actuellement les Labres et les Vives en aquarium, et, paraît-il, le *Zeus faber* ; l'asymétrie préexistante a sans doute déterminé la verse sur un côté défini. La régression de la vessie natatoire ou l'alourdissement du corps se sont accentués, si bien que la verse s'est produite de plus en plus tôt, jusqu'à se faire dans le très jeune âge. Alors la migration oculaire, inconcevable chez un animal adulte, a pu apparaître : l'œil du côté inférieur, réagissant au contact du fond (beaucoup plutôt qu'à la lumière), a contracté ses muscles releveurs, ce qui a produit une légère torsion du crâne flexible, analogue à celle que produit le poids de l'oreille pendante chez les Lapins demi-lopes.

Il est probable que ces sortes de monstres ont dû être détruits bien des fois, mais un jour il a pu se faire que quelques-uns des Pleuronectes ainsi constitués, analogues peut-être à *Hippoglossus pinguis*, le moins différencié des Poissons plats, ont survécu, ayant par hasard gagné des fonds sableux, place vide à laquelle ils étaient convenablement adaptés, et où ils ont pu se multiplier sans encombre. Plus tard, il s'est produit des mutations modifiant et perfectionnant le type (torsion de la bouche, certainement secondaire, soudure de la nageoire dorsale au crâne, etc.) ; la sélection a agi en détruisant les individus chez lesquels la métamorphose se produit ou trop tôt, au cours de la vie planktonique, ou trop tard, après la verse du corps.

Cole, Pleuronectes (*Trans. Liverpool Biol. Soc.*, 16, 1902, 145). — Pleuronectes à deux faces colorées, bibliographie dans Cuénot, Sur une Sole à deux faces colorées (*Trav. Stat. biol. Arcachon*, 8, 1905, 82). — Cunningham et Mac Munn, On the coloration of the

skins of Fishes, especially of Pleuronectidæ (*Phil. Trans. roy. Soc. London*, 184 B, 1894, 765). — Duncker, Symmetrie und Asymmetrie bei bilateralen Thieren (*Arch. f. Entwicklm.*, 17, 1904, 533). — Thilo, Das Schwinden der Schwimmblasen bei den Schollen (*Zool. Anz.*, 31, 1907, 393); Die Augen der Schollen (*Biol. Centr.*, 28, 1908, 602). — Williams, Changes accompanying the migration of the eye, etc. (*Bull. Mus. comp. Zool. Harvard*, 40, 1902, 1).

POSTFACE

Il y aurait encore bien d'autres problèmes de Zoologie générale à poser, sinon à résoudre, en particulier l'origine des animaux sociaux et le déterminisme du polymorphisme de leurs castes, l'évolution de l'Homme et de ses facultés exceptionnelles, etc., mais ces sujets difficiles et complexes nous entraîneraient trop loin. Aussi bien, ceux que nous avons traités plus haut indiquent suffisamment notre tendance à n'accepter que les explications basées sur l'expérience.

Ainsi qu'on édifie des maisons modernes avec les débris des temples antiques, de même, depuis Darwin, chaque théorie absolue et exclusive laisse sa trace dans la science : les lamarckistes, en insistant d'une façon exagérée sur l'action des conditions ambiantes, et les biomécaniciens de l'école de Roux, ont mis en lumière l'influence profonde du milieu externe sur l'individu (auto-construction et régulation, chromorphisme) et par contre-coup sur les cellules sexuelles : grâce à Weismann et à De Vries, on a appris à séparer les deux sortes de variations, celles qui ne sont pas transmissibles (fluctuations) et celles qui sont héréditaires et peuvent jouer un rôle dans l'évolution (mutations), ce pendant que les mendéliens montraient l'origine de ces dernières dans des modifications des déterminants du plasma germinatif, et leur conservation indéfinie à travers les croisements considérés jadis comme submersifs. Les excès de l'école biométrique ont conduit à la découverte curieuse des lignées ou mutations échelonnées en série, qui font de l'espèce la plus homogène en

apparence un groupement de génotypes différents donnant l'illusion de la variation continue, sur lesquels la sélection peut agir pour délimiter le type moyen de l'espèce. Eimer et les paléontologistes comme Cope et Osborn ont donné la notion des orthogénèses, c'est-à-dire de ces variations qui dans une succession d'espèces dessinent une évolution sériale paraissant déterminée. Les idées de Morgan, de Davenport et de nous-même sur le peuplement des milieux et la genèse des adaptations réduisent la sélection à son rôle conservateur des espèces ou des lignées favorisées par le hasard. Puisse ce livre, en marquant les étapes parcourues, en suggérant des expériences démonstratives, être le point de départ de progrès nouveaux !

TABLE DES MATIÈRES

PREMIÈRE PARTIE

HISTOIRE DU TRANSFORMISME

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DE L'INDIVIDU

TROISIÈME PARTIE

LES FACTEURS DE L'ÉVOLUTION

QUATRIÈME PARTIE

LE PEUPLEMENT DE LA TERRE

CINQUIÈME PARTIE

LA GENÈSE DES ESPÈCES ET DES ADAPTATIONS

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY, PAUL HÉRISSEY, SUCC^r

FÉLIX ALCAN, Éditeur
LIBRAIRIES FÉLIX ALCAN ET GUILLAUMIN RÉUNIES

PHILOSOPHIE — HISTOIRE

CATALOGUE
DES
Livres de Fonds

On peut se procurer tous les ouvrages qui se trouvent dans ce Catalogue par l'intermédiaire des libraires de France et de l'Étranger.

On peut également les recevoir franco *par la poste, sans augmentation des prix désignés, en joignant à la demande des* TIMBRES-POSTE FRANÇAIS *ou un* MANDAT *sur Paris.*

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108
PARIS, 6e

JANVIER 1910

Les titres précédés d'un *astérisque* sont recommandés par le Ministère de l'Instruction publique pour les Bibliothèques des élèves et des professeurs et pour les distributions de prix des lycées et collèges.

BIBLIOTHÈQUE
DE PHILOSOPHIE CONTEMPORAINE

La *psychologie*, avec ses auxiliaires indispensables, l'*anatomie* et la *physiologie du système nerveux*, la *pathologie mentale*, la *psychologie des races inférieures et des animaux*, les *recherches expérimentales des laboratoires;* — la *logique*; — les *théories générales fondées sur les découvertes scientifiques;* — l'*esthétique;* — les *hypothèses métaphysiques*; — la *criminologie* et la *sociologie;* l'*histoire des principales théories philosophiques;* tels sont les principaux sujets traités dans cette bibliothèque. — Le catalogue spécial à cette collection, par ordre de matières, sera envoyé sur demande.

VOLUMES IN-16, BROCHÉS, A 2 FR. 50

Ouvrages parus en 1909 :

AVEBURY (Lord) (Sir JOHN LUBBOCK). **Paix et bonheur.** trad. A. MONOD. (V. p. 4.)
BOURDEAU (J.), **Pragmatisme et modernisme.**
COMPAYRÉ (G.), de l'Institut. * **L'adolescence.** *Étude de psychologie et de pédagogie.* 2e éd.
CRAMAUSSEL (Ed.), docteur ès lettres, * **Le premier éveil intellectuel de l'enfant.**
DELVOLVE (J.), maître de conférences à l'Université de Montpellier. **Rationalisme et tradition.**
DROMARD (G.). **Les mensonges de la Vie intérieure.**
EICHTHAL (E. D'), de l'Institut. **Pages sociales.**
GIROD (J.), agrégé de philosophie. * **Démocratie, patrie, humanité.**
JOUSSAIN (A.). **Le fondement psychologique de la morale.**
PALANTE (G.). * **La sensibilité individualiste.**
PARODI (D.), professeur au lycée Michelet. **Le problème moral et la pensée contemporaine.**
PAULHAN (Fr.). **La morale de l'ironie.**
RIBOT (Th.), de l'Institut. **Problèmes de psychologie affective.**
SCHOPENHAUER (A.). **Métaphysique et esthétique**, traduction Aug. Dietrich.

Précédemment publiés :

ALAUX (V.). **La philosophie de Victor Cousin.**
ALLIER (R.). * **La philosophie d'Ernest Renan.** 2e édit. 1903.
ARRÉAT (L.). * **La morale dans le drame, l'épopée et le roman.** 3e édit.
— * **Mémoire et imagination** (Peintres, musiciens, poètes, orateurs). 2e édit.
— **Les croyances de demain.** 1898.
— **Dix ans de philosophie.** 1900.
— **Le sentiment religieux en France.** 1903.
— **Art et psychologie individuelle.** 1906.
ASLAN (G.), docteur ès lettres. **L'expérience et l'invention en morale.** 1908.
BALLET (G.), professeur à la Faculté de médecine de Paris. **Le Langage intérieur et les diverses formes de l'aphasie.** 2e édit.
BAYET (A.). **La morale scientifique.** 2e édit. 1906.
BEAUSSIRE, de l'Institut. * **Antécédents de l'hégélianisme dans la philosophie française.**
BERGSON (H.), de l'Institut, professeur au Collège de France. * **Le Rire.** Essai sur la signification du comique. 5e édit. 1908.
BINET (A.), directeur du laboratoire de psychologie physiologique de la Sorbonne. **La psychologie du raisonnement**, expériences par l'hypnotisme. 4e édit. 1907.
BLONDEL (H.). **Les approximations de la vérité.** 1900.
BOS (C.), docteur en philosophie. * **Psychologie de la croyance.** 2e édit. 1905.
— * **Pessimisme, Féminisme, Moralisme.** 1907.
BOUCHER (M.). **L'hyperespace, le temps, la matière et l'énergie.** 2e édit. 1905.
BOUGLÉ (C.), chargé de cours à la Sorbonne. **Les sciences sociales en Allemagne.** 2e édit. 1902.
— * **Qu'est-ce que la Sociologie?** 2e édit. 1910.
BOURDEAU (J.), **Les Maîtres de la pensée contemporaine.** 5e édit. 1907.
— **Socialistes et sociologues.** 2e édit. 1907.
BOUTROUX, de l'Institut. * **De la contingence des lois de la nature.** 6e édit. 1908.
BRUNSCHVICG, maître de conférences à la Sorbonne. * **Introduction à la vie de l'esprit.** 2e édit. 1906.
— * [illegible] 1905.

VOLUMES IN-16 A 2 FR. 50

COIGNET (C.). L'évolution du protestantisme français au XIX° siècle. 1907.
COSTE (Ad.). Dieu et l'âme. 2° édit. précédée d'une préface par R. WORMS. 1903.
CRESSON (A.), prof. au lycée St-Louis. La Morale de Kant. 2° édit. (Couronné par l'Institut).
— Le Malaise de la pensée philosophique. 1905.
— * Les bases de la philosophie naturaliste. 1907.
DANVILLE (Gaston). Psychologie de l'amour. 4° édit. 1907.
DAURIAC (L.). La Psychologie dans l'Opéra français (Auber, Rossini, Meyerbeer).
DELVOLVE (J.), maître de conférences à l'Univ. de Montpellier. * L'organisation de la conscience morale. *Esquisse d'un art moral positif.* 1906.
DUGAS, docteur ès lettres. * Le Psittacisme et la pensée symbolique. 1896.
— La Timidité. 5° édit. augmentée, 1910.
— Psychologie du rire. 2° édit. 1910.
— L'absolu. 1904.
DUGUIT (L.), prof. à la Faculté de droit de Bordeaux. Le droit social, le droit individuel et la transformation de l'État. 1908.
DUMAS (G.), professeur adjoint à la Sorbonne. * Le Sourire, avec 19 figures. 1906,
DUNAN, docteur ès lettres. La théorie psychologique de l'Espace.
DUPRAT (G.-L.), docteur ès lettres. Les Causes sociales de la Folie. 1900.
— Le Mensonge. *Étude psychologique.* 2° édit. revue. 1909.
DURAND (de Gros). * Questions de philosophie morale et sociale. 1902.
DURKHEIM (Émile), professeur à la Sorbonne. * Les règles de la méthode sociologique. 5° édit. 1910.
EICHTHAL (Eug. d'), de l'Institut. Les Problèmes sociaux et le Socialisme. 1892.
ENCAUSSE (Papus). L'occultisme et le spiritualisme. 2° édit. 1903.
ESPINAS (A.), de l'Institut. * La Philosophie expérimentale en Italie.
FAIVRE (E.). De la Variabilité des espèces.
FÉRÉ (Dr Ch.). Sensation et Mouvement. Étude de psycho-mécanique, avec fig. 2° éd.
— Dégénérescence et Criminalité, avec figures. 4° édit. 1907.
FERRI (E.). * Les Criminels dans l'Art et la Littérature. 3° édit. 1908.
FIERENS-GEVAERT. Essai sur l'Art contemporain. 2° éd. 1903. (Cour. par l'Acad. franç.)
— La Tristesse contemporaine, 5° édit. 1908. (Couronné par l'Institut.)
— * Psychologie d'une ville. *Essai sur Bruges.* 3° édit. 1908.
— Nouveaux essais sur l'Art contemporain. 1903.
FLEURY (Maurice de), de l'Académie de médecine. L'Ame du criminel. 2° édit. 1907.
FONSEGRIVE, professeur au lycée Buffon. La Causalité efficiente. 1893.
FOUILLÉE (A.), de l'Institut. La propriété sociale et la démocratie. 4° édit. 1909.
FOURNIÈRE (E.). Essai sur l'individualisme. 2° édit., 1908.
GAUCKLER. Le Beau et son histoire.
GELEY (Dr G.). * L'être subconscient. 2° édit. 1905.
GOBLOT (E.), professeur à l'Université de Lyon. Justice et liberté. 2° éd. 1907.
GODFERNAUX (G.), docteur ès lettres. Le Sentiment et la Pensée. 2° éd. 1906.
GRASSET (J.), professeur à la Faculté de Médecine de Montpellier. Les limites de la biologie. 6° édit. 1909. Préface de Paul BOURGET, de l'Académie française.
GREEF (de), prof. à l'Univ. nouv. de Bruxelles. Les Lois sociologiques. 4° édit. revue. 1908
GUYAU. * La Genèse de l'idée de temps. 2° édit., 1902.
HARTMANN (E. de). La Religion de l'avenir. 7° édit. 1903.
— Le Darwinisme, ce qu'il y a de vrai et de faux dans cette doctrine. 9° édit.
HERBERT SPENCER. * Classification des sciences. 9° édit. 1909.
— L'Individu contre l'État. 8° édit. 1908.
HERCKENRATH (C.-R.-C.). Problèmes d'Esthétique et de Morale. 1897.
JAELL (Mme). L'intelligence et le rythme dans les mouvements artistiques.
JAMES (W.). La théorie de l'émotion, préface de G. DUMAS. 2° édit., 1906.
JANET (Paul), de l'Institut. * La Philosophie de Lamennais.
JANKELEVITCH (Dr). * Nature et Société. *Essai d'une application du point de vue finaliste aux phénomènes sociaux.* 1906.
LACHELIER (J.), de l'Institut. Du fondement de l'induction, 5° édit. 1907.
— * Études sur le syllogisme, suivies de l'observation de Platner et d'une note sur le « Philèbe ». 1907.
LAISANT (C.). L'Éducation fondée sur la science. Préface de A. NAQUET. 2° éd. 1905.
LAMPÉRIÈRE (Mme A.). * Le Rôle social de la femme, son éducation. 1898.
LANDRY (A.), docteur ès lettres. La Responsabilité pénale. 1902.
LANGE, professeur à l'Université de Copenhague. * Les Émotions, étude psycho-physiologique, traduit par G. DUMAS. 2° édit. 1902.
LAPIE (P.), professeur à l'Université de Bordeaux. La Justice par l'État. 1899.
LAUGEL (Auguste). L'Optique et les Arts.
LE BON (Dr Gustave). * Lois psychologiques de l'évolution des peuples. 9° édit. 1909.
— * Psychologie des foules. 15° édit. 1910.
LE DANTEC (F.), chargé du cours d'Embryologie générale à la Sorbonne. Le Déterminisme biologique et la Personnalité consciente. 3° édit. 1908.

VOLUMES IN-16 A 2 FR. 50

LE DANTEC (F.). * **Lamarckiens et Darwiniens.** 3e édit. 1908.
LEFÈVRE (G.), professeur à l'Univ. de Lille. **Obligation morale et idéalisme.** 1895.
LIARD, de l'Inst., vice-recteur de l'Acad. de Paris. * **Les Logiciens anglais contemp.** 5e éd.
— **Des définitions géométriques et des définitions empiriques.** 3e édit.
LICHTENBERGER (Henri), professeur-adjoint à la Sorbonne. * **La philosophie de Nietzsche,** 11e édit. 1908.
— ***Friedrich Nietzsche. Aphorismes et fragments choisis.** 4e édit. 1908.
LODGE (Sir Olivier). * **La Vie et la Matière,** trad. J. MAXWELL. 2e édit. 1909.
LOMBROSO (Cesar). **L'Anthropologie criminelle et ses récents progrès.** 4e édit. 1901.
LUBBOCK (Sir John). * **Le Bonheur de vivre.** 2 volumes. 11e édit. 1909.
— ***L'Emploi de la vie.** 7e éd. 1908.
LYON (Georges), recteur de l'Académie de Lille. ***La Philosophie de Hobbes.**
MARGUERY (E.). **L'Œuvre d'art et l'évolution.** 2e édit. 1905.
MAUXION (M.), prof. à l'Univ. de Poitiers. ***L'éducation par l'instruction.** *Herbart.*
— ***Essai sur les éléments et l'évolution de la moralité.** 1904.
MILHAUD (G.), professeur à la Sorbonne. ***Le Rationnel.** 1898.
— ***Essai sur les conditions et les limites de la Certitude logique.** 2e édit. 1898.
MOSSO, prof. à l'Univ. de Turin. * **La Peur.** Étude psycho-physiologique (avec figures). 4e édit. revue. 1908.
— * **La Fatigue intellectuelle et physique.** Trad. Langlois. 6e édit. 1908.
MURISIER (E.). * **Les Maladies du sentiment religieux.** 3e édit. 1909.
NAVILLE (A.), prof. à l'Univ. de Genève. **Nouvelle classification des sciences,** 2e édit. 1901.
NORDAU (Max). **Paradoxes psychologiques,** trad. Dietrich. 6e édit. 1907.
— **Paradoxes sociologiques,** trad. Dietrich. 5e édit. 1907.
— * **Psycho-physiologie du Génie et du Talent,** trad. Dietrich. 4e édit. 1906.
NOVICOW (J.). **L'Avenir de la Race blanche.** 2e édit. 1903.
OSSIP-LOURIÉ, lauréat de l'Institut. **Pensées de Tolstoï.** 2e édit. 1902.
— * **Nouvelles Pensées de Tolstoï.** 1903.
— * **La Philosophie de Tolstoï.** 3e édit. 1908.
— * **La Philosophie sociale dans le théâtre d'Ibsen.** 1900.
— **Le Bonheur et l'Intelligence.** 1904.
— **Croyance religieuse et croyance intellectuelle.** 1908.
PALANTE (G.), agrégé de philosophie. **Précis de sociologie.** 4e édit. 1909.
PAULHAN (Fr.). **Les Phénomènes affectifs et les lois de leur apparition.** 2e éd. 1901.
— * **Psychologie de l'invention.** 1900.
— * **Analystes et esprits synthétiques.** 1903.
— * **La fonction de la mémoire et le souvenir affectif.** 1904.
PHILIPPE (J.). * **L'image mentale,** avec fig. 1903.
PHILIPPE (J.) et PAUL-BONCOUR (J.). **Les anomalies mentales chez les écoliers.** (*Ouvrage couronné par l'Institut*). 2e éd. 1907.
PILLON (F.), lauréat de l'Institut. ***La Philosophie de Ch. Secrétan.** 1898.
PIOGER (Dr Julien). **Le Monde physique,** essai de conception expérimentale. 1893.
PROAL (Louis), conseiller à la Cour d'appel de Paris. **L'éducation et le suicide des enfants.** Étude psychologique et sociologique. 1907.
QUEYRAT, prof. de l'Univ. ***L'Imagination et ses variétés chez l'enfant.** 4e édition, 1908.
— * **L'Abstraction,** son rôle dans l'éducation intellectuelle. 2e édit. revue. 1907.
— * **Les Caractères et l'éducation morale.** 3e éd. 1907.
— * **La logique chez l'enfant et sa culture.** 3e édition, revue. 1907.
— * **Les jeux des enfants.** 2e édit. 1908.
RAGEOT (G.), agrégé de philosophie. **Les savants et la philosophie.** 1907.
REGNAUD (P.), professeur à l'Université de Lyon. **Logique évolutionniste.** 1897.
— **Comment naissent les mythes.** 1897.
RENARD (Georges), prof. au Collège de France. **Le Régime socialiste,** 6e éd. 1907.
RÉVILLE (A.). **Histoire du Dogme de la Divinité de Jésus-Christ.** 4e édit. 1907.
REY (A.), chargé de cours à l'Université de Dijon. * **L'Energétique et le Mécanisme.** 1907.
RIBOT (Th.), de l'Institut, professeur honoraire au Collège de France, directeur de la *Revue philosophique.* **La Philosophie de Schopenhauer.** 12e édition.
— * **Les Maladies de la mémoire.** 21e édit.
— * **Les Maladies de la volonté.** 25e édit.
— * **Les Maladies de la personnalité.** 14e édit.
— * **La Psychologie de l'attention.** 10e édit.
RICHARD (G.), professeur à l'Univ. de Bordeaux. * **Socialisme et Science sociale.** 3e édit.
RICHET (Ch.), prof. à l'Univ. de Paris. **Essai de psychologie générale.** 8e édit. 1910.
ROBERTY (E. de). **L'Agnosticisme. Essai sur quelques théories pessimistes de la connaissance.** 3e édit.
— **La Recherche de l'Unité.** 1893.
— **Le Psychisme social.** 1896.
— **Les Fondements de l'Éthique.** 1898.
— **Constitution de l'Éthique.** 1901.

VOLUMES IN-16 A 2 FR. 50

ROEHRICH (E.). * **L'attention spontanée et volontaire.** Son fonctionnement, ses lois, son emploi dans la vie pratique. (*Récompensé par l'Institut.*) 1907.
ROGUES DE FURSAC (J.). **Un mouvement mystique contemporain.** Le réveil religieux au Pays de Galles (1904-1905). 1907.
ROISEL. **De la Substance.**
— **L'Idée spiritualiste.** 2e édit. 1901.
ROUSSEL-DESPIERRES. **L'Idéal esthétique.** *Philosophie de la Beauté.* 1904.
RZEWUSKI (S.). **L'optimisme de Schopenhauer.** 1908.
SCHOPENHAUER. * **Le Fondement de la morale,** trad. par A. Burdeau. 10e édit.
— * **Philosophie et Philosophes,** trad. Dietrich, 1907.
— * **Le libre Arbitre,** trad. par M. Salomon Reinach, de l'Institut. 11e édit. 1909.
— **Pensées et Fragments,** avec intr. par M. J. Bourdeau. 23e édit.
— * **Écrivains et Style,** traduct. Dietrich. 2e édit. 1908. (*Parerga et paralipomenas*).
— * **Sur la Religion,** traduct. Dietrich. 2e édit. 1908. id.
— * **Ethique, droit et politique.** 1908, traduct. Dietrich. id.
SOLLIER (Dr P.). **Les Phénomènes d'Autoscopie,** avec fig. 1903.
— * **Essai critique et théorique sur l'Association en psychologie.** 1907.
SOURIAU (P.), professeur à l'Université de Nancy. * **La Rêverie esthétique.** 1906.
STUART MILL. * **Auguste Comte et la Philosophie positive.** 8e édit. 1907.
— * **L'Utilitarisme.** 6e édit., revue, 1910.
— **Correspondance inédite avec Gust. d'Eichthal** (1828-1842) —.(1864-1871).
— **La Liberté,** avant-propos, introduction et traduct. par Dupont-White. 3e édit.
SULLY PRUDHOMME, de l'Académie française. * **Psychologie du libre arbitre** suivi de *Définitions fondamentales des idées les plus générales et des idées les plus abstraites* 1907.
— et Ch. RICHET. **Le problème des causes finales.** 4e édit. 1907.
SWIFT. **L'éternel Conflit.** 1907.
TANON (L.). * **L'Évolution du Droit et la Conscience sociale.** 2e édit. 1905.
TARDE, de l'Institut. **La Criminalité comparée.** 6e édit. 1907.
— * **Les Transformations du Droit.** 6e édit. 1909.
— * **Les Lois sociales.** 5e édit. 1907.
TAUSSAT (J.). **Le monisme et l'animisme,** 1908.
THAMIN (R.), recteur de l'Acad. de Bordeaux. * **Éducation et Positivisme.** 3e édit. 1910.
THOMAS (P. Félix), docteur ès lettres. * **La Suggestion, son rôle dans l'éducation.** 4e édit. 1907
— * **Morale et Éducation,** 2e édit. 1905.
TISSIÉ. **Les Rêves,** avec préface du Dr Azam. 2e éd. 1898.
WUNDT. **Hypnotisme et Suggestion.** Étude critique, trad. Keller. 4e édit. 1909.
ZELLER. **Christian Baur et l'École de Tubingue,** trad. Ritter.
ZIEGLER. **La Question sociale est une Question morale,** trad. Palante. 3e édit.

BIBLIOTHÈQUE
DE PHILOSOPHIE CONTEMPORAINE

VOLUMES IN-8, BROCHÉS
à 3 fr. 75, 5 fr., 7 fr. 50, 10 fr., 12 fr. 50 et 15 fr.

Ouvrages parus en 1909 :

BOEX-BOREL (J. H. Rosny aîné). **Le Pluralisme** .... 5 fr.
CYON (E. de). **Dieu et Science** .... 7 fr. 50
DUGAS (L.), docteur ès lettres. * **Le Problème de l'Éducation.** *Essai de solution par la critique des doctrines pédagogiques* .... 5 fr.
EBBINGHAUS (H.), prof. à l'Université de Halle. **Précis de psychologie.** Trad. de l'allemand par G. Raphael .... 5 fr.
FOUILLÉE (A.), de l'Institut. **Le socialisme et la sociologie réformiste** .... 7 fr. 50
HERMANT (F.) et VAN DE WAELE (A.). * **Les principales théories de la logique contemporaine.** (Récompensé par l'Institut) .... 5 fr.
HUBERT (H.) et MAUSS (M.), directeurs adjoints à l'École pratique des Hautes Études. **Mélanges d'histoire des religions.** (*Travaux de l'*Année sociologique *publiés sous la direction de M. Émile Durkheim*) .... 5 fr.
LALO (Ch.), agrégé de philos., doct. ès lettres. **Les sentiments esthétiques** .... 5 fr.
LEBLOND (M.-A.). * **L'Idéal du XIXe siècle** .... 5 fr.
LECHALAS (G.). **Étude sur l'espace et le temps.** 2e édit. revue et augmentée .... 5 fr.
LEVY-BRUHL (L.), professeur à la Sorbonne. **Les fonctions mentales dans les sociétés inférieures** (*Travaux de l'*Année sociologique *publiés sous la direction de M. Émile*

VOLUMES IN 8°

Suite des ouvrages parus en 1909.

MATAGRIN (A.). La psychologie sociale de Gabriel Tarde........................ 5 fr.
NAVILLE (ERNEST). Les systèmes de philosophie ou les philosophies affirmatives 7 fr. 50
NORDAU. Le sens de l'histoire. Trad. JANKELEVITCH........................ 7 fr. 50
NOVICOW (J.). La critique du Darwinisme social........................ 7 fr. 50
PIAT (C.), prof. à l'Institut catholique. La morale du bonheur........................ 5 fr.
RODRIGUES (G.), docteur ès lettres, agrégé de philosophie. Le problème de l'action. 3 fr. 75
SCHILLER (F.), professeur à Corpus Christi college (Université d'Oxford). * Études sur l'humanisme, Trad. Dr S. JANKELEVITCH........................ 10 fr.
SCHINZ (A.). professeur à l'Université de Bryn Mawr (Pensylvanie). Anti-pragmatisme. *Examen des droits respectifs de l'aristocratie intellectuelle et de la démocratie sociale.* 5 fr.
SOLLIER (Dr P.). Le doute. *Étude de psyohologie affective*........................ 7 fr. 50
SOURIAU (P.), professeur à l'Université de Nancy. La suggestion dans l'art. 2e édit. 5 fr.
SULLY PRUDHOMME, de l'Académie française. Le lien social publié par C. HÉMON. 3 fr. 75
TISSERAND (P.), docteur ès lettres, professeur au lycée Charlemagne. * L'anthropologie de Maine de Biran........................ 10 fr.
UDINE (Jean D'). L'art et le geste........................ 5 fr.

Précédemment publiés :

ADAM, recteur de l'Académie de Nancy. * La Philosophie en France (première moitié du XIXe siècle)........................ 7 fr. 50
ARRÉAT. * Psychologie du Peintre........................ 5 fr.
AUBRY (Dr P.). La Contagion du Meurtre. 3e édit. 1896........................ 5 fr.
BAIN (Alex.). La Logique inductive et déductive. Trad. Compayré. 5e édit. 2 vol.... 20 fr.
BALDWIN (Mark), professeur à l'Université de Princeton (États-Unis). Le Développement mental chez l'Enfant et dans la Race. Trad. Nourry. 1897........................ 7 fr. 50
BARDOUX (J.). * Essai d'une Psychologie de l'Anglèterre contemporaine. *Les crises belliqueuses. (Couronné par l'Académie française).* 1906........................ 7 fr. 50
— Essai d'une Psychologie de l'Angleterre contemporaine. *Les crises politiques. Protectionnisme et Radicalisme.* 1907........................ 5 fr.
BARTHÉLEMY-SAINT-HILAIRE, de l'Institut. La Philosophie dans ses Rapports avec les Sciences et la Religion........................ 5 fr.
BARZELOTTI, prof. à l'Univ. de Rome. * La Philosophie de H. Taine. 1900...... 7 fr. 50
BAYET (A.). L'Idée de Bien. Essai sur le principe de l'art moral rationnel. 1908.. 3 fr. 75
BAZAILLAS (A.), docteur ès lettres, prof. au lycée Condorcet. * La Vie personnelle. 1905. 5 fr.
— Musique et Inconscience. *Introduction à la psychologie de l'inconscient.* 1907.... 5 fr.
BELOT (G.), prof. au lycée Louis-le-Grand. Études de Morale positive. (*Récompensé par l'Institut.*) 1907........................ 7 fr. 50
BERGSON (H.), de l'Institut. * Matière et Mémoire. 5e édit. 1908........................ 5 fr.
— Essai sur les données immédiates de la conscience. 7e édit. 1909........................ 3 fr. 75
— * L'Évolution créatrice. 5e édit. 1909........................ 7 fr. 50
BERTHELOT (R.), membre de l'Académie de Belgique. * Évolutionnisme et Platonisme. 1908........................ 5 fr.
BERTRAND, prof. à l'Université de Lyon. * L'Enseignement intégral. 1898........ 5 fr.
— Les Études dans la démocratie. 1900........................ 5 fr.
BINET (A.). * Les Révélations de l'écriture, avec 67 grav........................ 5 fr.
BLOCH (L.), docteur ès lettres, agrégé de philos. * La Philosophie de Newton. 1908. 10 fr.
BOIRAC (Émile), recteur de l'Académie de Dijon. * L'Idée du Phénomène........ 5 fr.
— * La Psychologie inconnue. Introduction et contribution à l'étude expérimentale des sciences psychiques. 1908........................ 5 fr.
BOUGLÉ, chargé de cours à la Sorbonne. * Les Idées égalitaires. 2e édit. 1908... 3 fr. 75
— Essais sur le Régime des Castes. (*Travaux de l'*Année sociologique *publiés sous la direction de M. Emile Durkheim*). 1908........................ 5 fr.
BOURDEAU (L.). Le Problème de la mort. 4e édit. 1904........................ 5 fr.
— Le Problème de la vie. 1901........................ 7 fr. 50
BOURDON, prof. à l'Univ. de Rennes. * L'Expression des émotions............ 7 fr. 50
BOUTROUX (E.), de l'Institut. Études d'histoire de la philosophie. 3e édit. 1908. 7 fr. 50
BRAUNSCHVIG, docteur ès lettres. Le Sentiment du beau et le sentiment poétique. 1904........................ 3 fr. 75
BRAY (L.). Du Beau. 1902........................ 5 fr.
BROCHARD (V.), de l'Institut. De l'Erreur. 2e édit. 1897........................ 5 fr.
BRUNSCHVICG (E.), maître de conférences à la Sorbonne. La Modalité du jugement. 5 fr.
— * Spinoza. 2e édit. 1906........................ 3 fr. 75
CARRAU (Ludovic), prof. à la Sorbonne. Philosophie religieuse en Angleterre....... 5 fr.
CHABOT (Ch.), prof. à l'Univ. de Lyon. * Nature et Moralité. 1897........................ 5 fr.

VOLUMES IN-8°

COLLINS (Howard). * La Philosophie de Herbert Spencer. 4° édit. 1904............ 10 fr.
CONSENTINI (F.). La Sociologie génétique. *Pensée et vie sociale préhist.* 1905.. 3 fr. 75
COSTE. (Ad.). Les Principes d'une sociologie objective........................ 3 fr. 75
— L'Expérience des peuples et les prévisions qu'elle autorise. 1900............... 10 fr.
COUTURAT (L.). Les Principes des Mathématiques. 1906.......................... 5 fr.
CRÉPIEUX-JAMIN. L'Écriture et le Caractère. 5° édit. 1909..................... 7 fr. 50
CRESSON, docteur ès lettres, prof. au lycée St-Louis. La Morale de la raison théorique. 1903.. 5 fr
DAURIAC (L.). * Essai sur l'esprit musical. 1904................................ 5 fr.
DELACROIX (H.), maître de conf. à la Sorbonne. * Études d'Histoire et de Psychologie du Mysticisme. Les grands mystiques chrétiens. 1908........................ 10 fr.
DE LA GRASSERIE (R.), lauréat de l'Institut. Psychologie des religions. 1899....... 5 fr.
DELBOS (V.), professeur adjoint à la Sorbonne. La philosophie pratique de Kant. 1905. (Ouvrage couronné par l'Académie française)............................ 12 fr. 50
DELVAILLE (J.), agr. de philosophie. * La Vie sociale et l'éducation. 1907. (Récompensé par l'Institut)... 3 fr. 75
DELVOLVE (J.), maître de conf. à l'Univ. de Montpellier. * Religion, critique et philosophie positive chez Pierre Bayle. 1906.................................. 7 fr. 50
DRAGHICESCO (D.), prof. à l'Université de Bucarest. L'Individu dans le déterminisme social.. 7 fr. 50
— * Le problème de la conscience. 1907.. 3 fr. 75
DUMAS (G.), professeur adjoint à la Sorbonne. Psychologie de deux messies positivistes. *Saint-Simon et Auguste Comte.* 1905.................................... 5 fr.
DUPRAT (G.-L.), docteur ès lettres. L'Instabilité mentale. 1899.................. 5 fr.
DUPROIX (P.), Doyen de la Faculté des lettres de Genève. Kant et Fichte et le problème de l'éducation. 2° édit. (Cour. par l'Acad. franç.)...................... 5 fr.
DURAND (de Gros). Aperçus de Taxinomie générale. 1898.......................... 5 fr.
— Nouvelles Recherches sur l'esthétique et la morale. 1899...................... 5 fr.
— Variétés philosophiques. 2° édit. revue et augmentée. 1900..................... 5 fr.
DURKHEIM (E.), prof. à la Sorbonne. * De la division du travail social. 2° édit. 1901. 7 fr. 50
— Le Suicide, *étude sociologique.* 1897... 7 fr. 50
— * L'Année sociologique : 10 années parues.

1re Année (1896-1897). — DURKHEIM : La prohibition de l'inceste et ses origines. — G. SIMMEL : Comment les formes sociales se maintiennent. — *Analyses* des travaux de sociologie publiés du 1er juillet 1896 au 30 juin 1897........................ 10 fr.

2° Année (1897-1898). — DURKHEIM : De la définition des phénomènes religieux. — HUBERT et MAUSS : La nature et la fonction du sacrifice. — *Analyses*................ 10 fr.

3° Année (1898-1899). — RATZEL : Le sol, la société, l'État. — RICHARD : Les crises sociales et la criminalité. — STEINMETZ : Classif. des types sociaux.. — *Analyses.* 10 fr.

4° Année (1899-1900). — BOUGLÉ : Remarques sur le régime des castes. — DURKHEIM : Deux lois de l'évolution pénale. — CHARMONT : Notes sur les causes d'extinction de la propriété corporative. — *Analyses*... 10 fr.

5° Année (1900-1901). — F. SIMIAND : Remarques sur les variations du prix du charbon au XIX° siècle. — DURKHEIM : Sur le Totémisme. — *Analyses*..................... 10 fr.

6° Année (1901-1902). — DURKHEIM et MAUSS : De quelques formes primitives de classification. Contribution à l'étude des représentations collectives. — BOUGLÉ : Les théories récentes sur la division du travail. — *Analyses*.......................... 12 fr. 50

7° Année (1902-1903). — HUBERT et MAUSS : Théorie générale de la magie. — *Analyses.* 12 fr. 50

8° Année (1903-1904). — H. BOURGIN : La boucherie à Paris au XIX° siècle. — E. DURKHEIM : L'organisation matrimoniale australienne. — *Analyses*...................... 12 fr. 50

9° Année (1904-1905). — H. MEILLET : Comment les noms changent de sens. — MAUSS et BEUCHAT : Les variations saisonnières des sociétés eskimos. — *Analyses*.... 12 fr. 50

10° année (1905-1906). — P. HUVELIN : Magie et droit individuel. — R. HERTZ : Contribution à une étude sur la représentation collective de la mort. — C. BOUGLÉ : Note sur le droit et la caste en Inde. — *Analyses*.................................. 12 fr. 50

TOME XI. — (1906-1909). 1 vol. in-8.. 15 fr.

DWELSHAUVERS, prof. à l'Université de Bruxelles. * La Synthèse mentale. 1908... 5 fr.
EGGER (V.), professeur à la Sorbonne. La parole intérieure. 2° édit. 1904............ 5 fr.
ENRIQUES. (F.). * Les Problèmes de la Science et la Logique, trad. J. Dubois. 1908.. 3 fr. 75
ESPINAS (A.), de l'Institut. * La Philosophie sociale du XVIII° siècle et la Révolution française. 1898.. 7 fr. 50
EVELLIN (F.), de l'Institut. La Raison pure et les antinomies. Essai critique sur la philosophie kantienne. (*Couronné par l'Institut.*) 1907.............................. 5 fr.
FERRERO (G.). Les Lois psychologiques du symbolisme. 1895........................ 5 fr.
FERRI (Enrico). La Sociologie criminelle. Traduction L. Terrier. 1905............... 10 fr.
FERRI (Louis). La Psychologie de l'association, depuis Hobbes...................... 7 fr. 50
FINOT (J.). Le préjugé des races. 3° édit. 1908. (Récompensé par l'Institut)...... 7 fr. 50

VOLUMES IN-8°

FONSEGRIVE, prof. au lycée Buffon. * **Essai sur le libre arbitre.** 2e édit. 1895..... 10 fr.
FOUCAULT, professeur à l'Univ de Montpellier. **La psychophysique.** 1901....... 7 fr. 50
— * **Le Rêve.** 1906.......... 5 fr.
FOUILLÉE (Alf.), de l'Institut. * **La Liberté et le Déterminisme.** 5e édit........... 7 fr. 50
— **Critique des systèmes de morale contemporains.** 5e édit.......... 7 fr. 50
— * **La Morale, l'Art, la Religion,** D'APRÈS GUYAU. 7e édit. augmentée............ 3 fr. 75
— **L'Avenir de la Métaphysique fondée sur l'expérience.** 2e édit.......... 5 fr.
— * **L'Évolutionnisme des idées-forces.** 4e édit.......... 7 fr. 50
— * **La Psychologie des idées-forces.** 2 vol.......... 15 fr.
— * **Tempérament et caractère.** 3e édit.......... 7 fr. 50
— **Le Mouvement positiviste et la conception sociologique du monde.** 2e édit.... 7 fr. 50
— **Le Mouvement idéaliste et la réaction contre la science positive.** 2e édit..... 7 fr. 50
— * **Psychologie du peuple français.** 4e édit.......... 7 fr. 50
— * **La France au point de vue moral.** 3e édit.......... 7 fr. 50
— * **Esquisse psychologique des peuples européens.** 4e édit.......... 10 fr.
— * **Nietzsche et l'immoralisme.** 2e édit.......... 5 fr.
— * **Le moralisme de Kant et l'amoralisme contemporain.** 1907.......... 7 fr. 50
— ***Les éléments sociologiques de la morale.** 1905.......... 7 fr. 50
— ***Morale des idées-forces.** 1908.......... 7 fr. 50
FOURNIÈRE (E.). * **Les théories socialistes au XIXe siècle.** 1904.......... 7 fr. 50
FULLIQUET. **Essai sur l'Obligation morale.** 1898.......... 7 fr. 50
GAROFALO, prof. à l'Univ. de Naples. **La Criminologie.** 5e édit. refondue........ 7 fr. 50
— **La Superstition socialiste.** 1895.......... 5 fr.
GÉRARD-VARET, prof. à l'Université de Dijon. **L'Ignorance et l'Irréflexion.** 1899. 5 fr.
GLEY (Dr E.), professeur au Collège de France. **Études de psychologie physiologique et pathologique,** avec fig. 1903.......... 5 fr.
GORY (G.). **L'Immanence de la raison dans la connaissance sensible**.......... 5 fr.
GRASSET (J.), prof. à l'Univ. de Montpellier. **Demifous et demiresponsables.** 2e édit. 5 fr.
— **Introduction physiologique à l'Étude de la Philosophie.** *Conférences sur la physiologie du système nerveux de l'homme.* Avec figures. 1908.......... 5 fr.
GREEF (de), prof. à l'Univ. nouvelle de Bruxelles. **Le Transformisme social**...... 7 fr. 50
— **La sociologie économique.** 1904.......... 3 fr. 75
GROOS (K.), professeur à l'Université de Bâle. * **Les jeux des animaux.** 1902..... 7 fr. 50
GURNEY, MYERS et PODMORE. **Les Hallucinations télépathiques,** 4e édit...... 7 fr. 50
GUYAU (M.). * **La Morale anglaise contemporaine.** 5e édit.......... 7 fr. 50
— **Les Problèmes de l'esthétique contemporaine.** 6e édit.......... 5 fr.
— **Esquisse d'une morale sans obligation ni sanction.** 9e édit.......... 5 fr.
— **L'irréligion de l'Avenir,** étude de sociologie. 13e édit.......... 7 fr. 50
— * **L'Art au point de vue sociologique.** 8e édit.......... 7 fr. 50
— * **Éducation et Hérédité,** étude sociologique. 10e édit.......... 5 fr.
HALEVY (Élie), doct. ès lettres. **Formation du radicalisme philosoph.,** 3 v. chacun. 7 fr. 50
HAMELIN (O.), professeur à la Sorbonne. * **Les Éléments principaux de la Représentation** 1907.......... 7 fr. 50
HANNEQUIN, prof. à l'Univ. de Lyon. **L'hypothèse des atomes.** 2e édit. 1899... 7 fr. 50
— * **Études d'Histoire des Sciences et d'Histoire de la Philosophie,** préface de R. THAMIN, introduction de M. Grosjean. 2 vol. 1908.......... 15 fr.
HARTENBERG (Dr Paul). **Les Timides et la Timidité.** 3e édit. 1910.......... 5 fr.
— * **Physionomie et Caractère.** *Essai de physiognomonie scientifique.* Avec fig. 1908.. 5 fr.
HÉBERT (Marcel). **L'Évolution de la foi catholique.** 1905.......... 5 fr.
— * **Le divin.** *Expériences et hypothèses, étude psychologique.* 1907.......... 5 fr.
HÉMON (C.), agrégé de philosophie. * **La philosophie de Sully Prudhomme.** Préface de Sully Prudhomme. 1907.......... 7 fr. 50
HERBERT SPENCER. * **Les premiers Principes.** Traduct. Cazelles. 11e édit....... 10 fr.
— * **Principes de biologie.** Traduct. Cazelles. 5e édit. 2 vol.......... 20 fr.
— * **Principes de psychologie.** Trad. par MM. Ribot et Espinas. 2 vol.......... 20 fr.
— * **Principes de sociologie.** 5 vol. : Tome I. *Données de la sociologie.* 10 fr. — Tome II. *Inductions de la sociologie. Relations domestiques.* 7 fr. 50. — Tome III. *Institutions cérémonielles et politiques.* 15 fr. — Tome IV. *Institutions ecclésiastiques.* 3 fr. 75. — Tome V. *Institutions professionnelles.* 7 fr. 50.
— **Essais sur le progrès.** Trad. A. Burdeau. 5e édit.......... 7 fr. 50
— **Essais de politique.** Trad. A. Burdeau. 4e éd.......... 7 fr. 50
— **Essais scientifiques.** Trad. A. Burdeau. 3e édit.......... 7 fr. 50
— * **De l'Éducation physique, intellectuelle et morale.** 13e édit.......... 5 fr.
— **Justice.** Trad. Castelot.......... 7 fr. 50
— **Le rôle moral de la bienfaisance.** Trad. Castelot et Martin St-Léon.......... 7 fr. 50
— **La Morale des différents peuples.** Trad. Castelot et Martin St-Léon.......... 7 fr. 50
— **Problèmes de morale et de sociologie.** Trad. H. de Varigny.......... 7 fr. 50
— * **Une Autobiographie.** Trad. et adaptation par H. de Varigny.......... 10 fr.

VOLUMES IN-8°

HOFFDING, prof. à l'Univ. de Copenhague. Esquisse d'une psychologie fondée sur l'expérience. Trad. L. Poitevin. Préf. de Pierre Janet. 4° édit. 1909. . . . . 7 fr. 50
— * Histoire de la Philosophie moderne. Préf. de V. Delbos. 2° éd. 1908. 2 vol. chac. 10 fr.
— Philosophes contemporains. Trad. Tremesaygues. 2° édit. revue. 1908. . . . . 3 fr. 75
— * Philosophie de la Religion. 1908. Trad. Schlegel. . . . . 7 fr. 50
IOTEYKO et STEFANOWSKA (Drs). * Psycho-Physiologie de la Douleur. 1908. . . . 5 fr.
ISAMBERT (G.). Les idées socialistes en France (1815-1848). 1905. . . . . 7 fr. 50
IZOULET, prof. au Collège de France. La Cité moderne. 7° édition. 1908. . . . . 10 fr.
JACOBY (Dr P.). Études sur la sélection chez l'homme. 2° édition. 1904. . . . . 10 fr.
JANET (Paul), de l'Institut. * Œuvres philosophiques de Leibniz. 2° édit. 2 vol. . . . . 20 fr.
JANET (Pierre), prof. au Collège de France. * L'Automatisme psychologique. 6°-éd. 7 fr. 50
JASTROW (J.), prof. à l'Univ. de Wisconsin. La Subconscience, trad. E. Philippi, préface de P. Janet. 1908. . . . . 7 fr 50
JAURÈS (J.), docteur ès lettres. De la réalité du monde sensible. 2°-édit. 1902. . . 7 fr. 50
KARPPE (S.), docteur ès lettres. Essais de critique d'histoire et de philosophie. . 3 fr. 75
KEIM (A.), docteur ès lettres. * Helvétius, *sa vie, son œuvre*. 1907 . . . . 10 fr.
LACOMBE (P.). Psychologie des individus et des sociétés chez Taine. 1906. . . . . . 7 fr. 50
LALANDE (A.), maître de conférences à la Sorbonne. * La Dissolution opposée à l'évolution, dans les sciences physiques et morales. 1899. . . . . 7 fr. 50
LALO (Ch.), docteur ès lettres. * Esthétique musicale scientifique. 1908. . . . . 5 fr.
— * L'Esthétique expérimentale contemporaine. 1908. . . . . 3 fr. 75
LANDRY (A.), docteur ès lettres. * Principes de morale rationnelle. 1906. . . . . 5 fr.
LANESSAN (J.-L. de). * La Morale des religions. 1905 . . . . 10 fr.
— * La Morale naturelle. 1908. . . . . 7 fr. 50
LANG (A.). * Mythes, Cultes et Religions. Introd. de Léon Marillier. 1896 . . . . 10 fr.
LAPIE (P.), professeur à l'Univ. de Bordeaux. Logique de la volonté. 1902. . . . . 7 fr. 50
LAUVRIÈRE, docteur ès lettres, prof. au lycée Louis-le-Grand. Edgar Poë. *Sa vie et son œuvre*. 1904. . . . . 10 fr.
LAVELEYE (de). * De la propriété et de ses formes primitives. 5° édit . . . . 10 fr.
— * Le Gouvernement dans la démocratie. 2 vol. 3° édit. 1896. 15 fr.
LE BON (Dr Gustave). * Psychologie du socialisme. 6° éd. revue. 1910. . . . . 7 fr. 50
LECHALAS (G.). * Études esthétiques. 1902. . . . . 5 fr.
LECHARTIER (G.). David Hume, moraliste et sociologue. 1900 . . . . 5 fr.
LECLERE (A.), prof. à l'Univ. de Berne. Essai critique sur le droit d'affirmer. . . . . . . 5 fr.
LE DANTEC, chargé de cours à la Sorbonne. * L'unité dans l'être vivant. 1902. . . 7 fr. 50
— * Les limites du connaissable, *la vie et les phénomènes naturels*. 3° édit. 1908. . 3 fr. 75
LÉON (Xavier). * La philosophie de Fichte. Préf. de E. Boutroux. 1902. (Cour. par l'Institut). . . . . 10 fr.
LEROY (E. Bernard). Le Langage. *Sa fonction normale et pathologique*. 1905. . . . . . . 5 fr.
LÉVY (A.), professeur à l'Univ. de Nancy. La Philosophie de Feuerbach. 1904 . . . . . 10 fr.
LÉVY-BRUHL (L.), professeur à la Sorbonne, * La Philosophie de Jacobi. 1894. . . . 5 fr.
— * Lettres de J.-S. Mill à Auguste Comte, avec *les réponses de Comte et une introduction*. 1899. . . . . 10 fr.
— * La Philosophie d'Auguste Comte. 2° édit. 1905. . . . . 7 fr. 50
— * La Morale et la Science des mœurs. 3° édit, 1907. . . . . 5 fr.
LIARD, de l'Institut, vice-recteur de l'Acad. de Paris. * Descartes. 2° éd. 1903 . . . . . . 5 fr.
— * La Science positive et la Métaphysique. 5° édit. . . . . 7 fr. 50
LICHTENBERGER (H.). professeur adjoint à la Sorbonne. * Richard Wagner, poète et penseur. 5° édit. revue. 1910. (Couronné par l'Académie française). . . . . 10 fr.
— Henri Heine penseur. 1905. . . . . 3 fr. 75
LOMBROSO (César). * L'Homme criminel. 2° éd., 2 vol. et atlas. 1895. . . . . 36 fr,
— Le Crime. *Causes et remèdes*. 2° édit. . . . . 10 fr.
— et FERRERO. La femme criminelle et la prostituée. . . . . 15 fr.
— et LASCHI. Le Crime politique et les Révolutions. 2 vol. . . . . 15 fr.
LUBAC (E.), agr. de philos. * Psychologie rationnelle. Préf. de H. BERGSON. 1904. . 3 fr. 75
LUQUET (G.-H.), agrégé de philosophie * Idées générales de psychologie. 1906. . . . 5 fr.
LYON (G.), recteur de l'acad. de Lille. * L'Idéalisme en Angleterre au XVIII° siècle. 7 fr. 50
— * Enseignement et religion. Études philosophiques . . . . 3 fr. 75
MALAPERT (P.), docteur ès lettres, prof. au lycée Louis-le-Grand. * Les Éléments du caractère et leurs lois de combinaison. 2° édit. 1906. . . . . 5 fr.
MARION (H.), prof. à la Sorbonne. * De la Solidarité morale. 6° édit. 1907. . . . . 5 fr.
MARTIN (Fr.). * La Perception extérieure et la Science positive. 1894. . . . . 5 fr.
MAXWELL (J.). Les Phénomènes psychiques. Préf. du Pr Ch. RICHET. 4° édit. 1909. 5 fr.
MEYERSON (E.). Identité et Réalité. 1908. . . . . 7 fr. 50
MULLER (Max), prof. à l'Univ. d'Oxford. * Nouvelles études de mythologie. . 1898. 12 f. 50
MYERS. La personnalité humaine. *Sa survivance*. Trad. Jankélévitch. 1905. . . . 7 fr. 50
NAVILLE (ERNEST). * La Logique de l'hypothèse. 2° édit. . . . . 5 fr.
— * La Définition de la philosophie. 1894. . . . . 5 fr.
— Le Libre Arbitre. 2° édit. 1898. . . . . 5 fr.

VOLUMES IN-8°

NAYRAC (J.-P.). * Physiologie et Psychologie de l'attention. Préface de Th. Ribot. (Récompensé par l'Institut.) 1906. .... 3 fr. 75
NORDAU (Max). * Dégénérescence, 7e éd. 1909. 2 vol. Tome I. 7 fr. 50. Tome II . 10 fr.
— Les Mensonges conventionnels de notre civilisation. 10e édit. 1908.... 5 fr.
— * Vus du dehors. *Essais de critique sur quelques auteurs français contemp.* 1903. 5 fr.
NOVICOW. Les Luttes entre Sociétés humaines. 3e édit. 1904.... 10 fr.
— * Les Gaspillages des sociétés modernes. 2e édit. 1899.... 5 fr.
— * La Justice et l'expansion de la vie. *Essai sur le bonheur des sociétés.* 1905... 7 fr. 50
OLDENBERG, prof. à l'Univ. de Kiel. * Le Bouddha. Trad. par P. Foucher, chargé de cours à la Sorbonne. Préf. de Sylvain Lévi, prof. au Collège de France. 2e édit.... 7 fr 50
— * La religion du Véda. Traduit par V. Henry, professeur à la Sorbonne. 1903 ... 10 fr.
OSSIP-LOURIÉ La philosophie russe contemporaine. 2e édit. 1905.... 5 fr.
— * La Psychologie des romanciers russes au XIXe siècle. 1905.... 7 fr. 50
OUVRÉ (H.). * Les Formes littéraires de la pensée grecque. (Cour. par l'Acad. franç.) 10 fr.
PALANTE (G.), agrégé de philosophie. Combat pour l'individu. 1904 .... 3 fr. 75
PAULHAN. * Les caractères. 3e édit. revue. 1909.... 5 fr.
— Les Mensonges du caractère. 1905.... 5 fr.
— Le Mensonge de l'Art. 1907.... 5 fr.
PAYOT (J.), recteur de l'Académie d'Aix. La croyance. 2e édit. 1905.... 5 fr.
— * L'Education de la volonté. 32e édit. 1909.... 5 fr.
PÉRÈS (Jean), professeur au lycée de Caen. * L'Art et le Réel. 1898 .... 3 fr. 75
PÉREZ (Bernard). Les Trois premières années de l'enfant. 5e édit.... 5 fr.
— L'Enfant de trois à sept ans. 4e édit. 1907 .... 5 fr.
— L'Éducation morale dès le berceau. 4e édit. 1901.... 5 fr.
— * L'Éducation intellectuelle dès le berceau. 2e édit. 1901.... 5 fr.
PIAT (C.), prof. à l'Inst. cathol. La Personne humaine. 1898. (Couronné par l'Institut). 7 fr. 50
— * Destinée de l'homme. 1898.... 5 fr.
PICAVET (E.), chargé de cours à la Sorbonne. * Les Idéologues. (Cour. par l'Ac. franç.). 10 fr.
PIDERIT. La Mimique et la Physiognomonie. Trad. de l'allem. par M. Girot.... 5 fr.
PILLON (F.), lauréat de l'Institut. * L'Année philosophique. 19 années : 1890 à 1908. 19 vol. Chacun. .... 5 fr.
PRAT (L.), doct. ès lettres. Le caractère empirique et la personne. 1906.... 7 fr. 50
PREYER, prof. à l'Université de Berlin. Éléments de physiologie.... 5 fr.
PROAL, conseiller à la Cour de Paris. * La Criminalité politique. 2e éd. 1908.... 5 fr.
— * Le Crime et la Peine. 3e édit. (Couronné par l'Institut.).... 10 fr.
— Le Crime et le Suicide passionnels. 1900. (Cour. par l'Ac. franç.).... 10 fr.
RAGEOT (G.). * Le Succès. *Auteurs et Public.* 1906.... 3 fr. 75
RAUH (F.), prof. adjoint à la Sorbonne. * De la méthode dans la psychologie des sentiments. (Couronné par l'Institut). 1899.... 5 fr.
— * L'Expérience morale. 2e édition revue. 1909 (Récompensé par l'Institut).... 3 fr. 75
RÉCEJAC, docteur ès lettres. Les fondements de la Connaissance mystique. 1897.... 5 fr.
RENARD (G.), prof. au Collège de France. * La Méthode scient. de l'histoire littéraire. 10 fr.
RENOUVIER (Ch.), de l'Institut. * Les Dilemmes de la métaphysique pure. 1901.... 5 fr.
— * Histoire et solution des problèmes métaphysiques. 1901.... 7 fr. 50
— Le personnalisme, avec une étude sur la *perception externe et la force.* 1903... 10 fr.
— * Critique de la doctrine de Kant. 1906.... 7 fr. 50
— * Science de la Morale. Nouv. édit. 2 vol. 1908.... 15 fr.
REVAULT D'ALLONNES (G.), docteur ès lettres, agrégé de philosophie. Psychologie d'une religion. Guillaume Monod (1800-1896). 1908.... 5 fr.
— * Les Inclinations. Leur rôle dans la psychologie des sentiments. 1908.... 3 fr. 75
REY (A.), chargé de cours à l'Université de Dijon. * La Théorie de la physique chez les physiciens contemporains. 1907.... 7 fr. 50
RIBERY, doct. ès lettres. Essai de classification naturelle des caractères. 1903. 3 fr. 75
RIBOT (Th.), de l'Institut. * L'Hérédité psychologique. 8e édit. 1906.... 7 fr. 50
— * La Psychologie anglaise contemporaine. 3e édit. 1907.... 7 fr. 50
— * La Psychologie allemande contemporaine, 7e édit. 1909.... 7 fr. 50
— La Psychologie des sentiments. 7e édit. 1908.... 7 fr. 50
— L'Évolution des idées générales. 3e édit. 1909.... 5 fr.
— * Essai sur l'Imagination créatrice. 3e édit. 1908.... 5 fr.
— * La logique des sentiments. 3e édit. 1908.... 3 fr. 75
— * Essai sur les passions. 2e édit. 1907.... 3 fr. 75
RICARDOU (A.), docteur ès lettres. * De l'Idéal. (Couronné par l'Institut.).... 5 fr.
RICHARD (G.), professeur de sociologie à l'Univ. de Bordeaux. * L'idée d'évolution dans la nature et dans l'histoire. 1903. (Couronné par l'Institut.).... 7 fr. 50
RIEMANN (H.), prof. à l'Univ. de Leipzig. * Les éléments de l'Esthétique musicale. 1906. 5 fr.
RIGNANO (E.). La transmissibilité des caractères acquis. 1908.... 5 fr.
RIVAUD (A.), chargé de cours à l'Université de Poitiers. Les notions d'essence et d'existence dans la philosophie de Spinoza. 1906.... 3 fr. 75

VOLUMES IN-8°

— * **Nouveau Programme de sociologie.** 1904 .... 5 fr.
— * **Sociologie de l'Action.** 1908 .... 7 fr. 50
ROMANES. * **L'Évolution mentale chez l'homme** .... 7 fr. 50
ROUSSEL-DESPIERRES (Fr.). * *Hors du scepticisme.* **Liberté et beauté.** 1907... 7 fr. 50
RUSSELL * **La Philosophie de Leibniz.** Trad. J. Ray. Préf. de M. Lévy-Bruhl. 1908. 3 fr. 75
RUYSSEN (Th.), prof. à l'Univ. de Bordeaux. * **L'évolution psychologique du jugement.** 5 fr.
SABATIER (A.), prof. à l'Univ. de Montpellier. **Philosophie de l'effort.** 2e édit. 1908. 7 fr. 50
SAIGEY (E.). * **Les Sciences au XVIIIe siècle.** La Physique de Voltaire .... 5 fr.
SAINT-PAUL (Dr G.). * **Le Langage intérieur et les paraphasies.** 1904 .... 5 fr.
SANZ Y ESCARTIN. **L'Individu et la Réforme sociale.** Trad. Dietrich .... 7 fr. 50
SCHOPENHAUER. **Aphorismes sur la sagesse dans la vie.** Trad. Cantacuzène. 9e éd. 5 fr.
— * **Le Monde comme volonté et comme représentation.** 5e édit. 3 vol., chac.... 7 fr. 50
SÉAILLES (G.), professeur à la Sorbonne. **Essai sur le génie dans l'art.** 2e édit..... 5 fr.
— * **La Philosophie de Ch. Renouvier.** *Introduction au néo-criticisme.* 1905 .... 7 fr. 50
SIGHELE (Scipio). **La Foule criminelle.** 2e édit. 1901 .... 5 fr.
SOLLIER (Dr P.). **Le Problème de la mémoire.** 1900 .... 3 fr. 75
— **Psychologie de l'idiot et de l'imbécile,** avec 12 pl. hors texte. 2e édit. 1902 .... 5 fr.
— **Le Mécanisme des émotions.** 1905 .... 5 fr.
SOURIAU (Paul). professeur à l'Univ. de Nancy. **L'Esthétique du mouvement** .... 5 fr.
— ***La Beauté rationnelle.** 1904 .... 10 fr.
STAPFER (P.). * **Questions esthétiques et religieuses.** 1906 .... 3 fr. 75
STEIN (L.), prof. à l'Univ. de Berne. * **La Question sociale au point de vue philosophique** 1900 .... 10 fr.
STUART MILL. * **Mes Mémoires.** Histoire de ma vie et de mes idées. 5e éd .... 5 fr.
— * **Système de Logique déductive et inductive,** 6e édit. 1909, 2 vol .... 20 fr.
— * **Essais sur la Religion.** 4e édit. 1901 .... 5 fr.
— **Lettres inédites à Aug. Comte et réponses d'Aug. Comte.** 1899 .... 10 fr.
SULLY (James). **Le Pessimisme.** Trad. Bertrand. 2e édit .... 7 fr. 50
— * **Essai sur le rire.** Trad. Léon Terrier. 1904 .... 7 fr. 50
SULLY PRUDHOMME, de l'Acad. franç. **La vraie religion selon Pascal.** 1905.. 7 fr. 50
TARDE (G.), de l'Institut. * **La Logique sociale.** 3e édit. 1904 .... 7 fr. 50
— * **Les Lois de l'imitation.** 5e édit. 1907 .... 7 fr. 50
— **L'opposition universelle.** *Essai d'une théorie des contraires.* 1897 .... 7 fr. 50
— * **L'Opinion et la Foule.** 2e édit. 1904 .... 5 fr.
— * **Psychologie économique.** 1902. 2 vol .... 15 fr.
TARDIEU (E.) * **L'Ennui.** *Étude psychologique.* 1903 .... 5 fr.
THOMAS (P.-F.), docteur ès lettres. * **Pierre Leroux, sa philosophie.** 1904 .... 5 fr.
— * **L'Éducation des sentiments.** (Couronné par l'Institut.) 5e édit. 1910 .... 5 fr.
VACHEROT (Et.), de l'Institut. * **Essais de philosophie critique** .... 7 fr. 50
— **La Religion** .... 7 fr. 50
WAYNBAUM (Dr I.). **La physionomie humaine.** 1907 .... 5 fr.
WEBER (L.). * **Vers le positivisme absolu par l'idéalisme.** 1903 .... 7 fr. 50

BIBLIOTHÈQUE DE PHILOSOPHIE CONTEMPORAINE

TRAVAUX DE L'ANNÉE SOCIOLOGIQUE

Publiés sous la direction de M. Émile DURKHEIM

ANNÉE SOCIOLOGIQUE, 10 années parues, voir page 7 (TOME 11e, sous presse.)
BOUGLÉ (C.), chargé de cours à la Sorbonne. **Essais sur le régime des Castes,** 1 vol. in-8°. 1908 .... 5 fr.
HUBERT (H.) et MAUSS (M.). directeurs adjoints à l'Ecole des Hautes Etudes. **Mélanges d'histoire des religions,** 1 vol. in-8°. 1909 .... 5 fr.
LEVY-BRUHL (L.), professeur à la Sorbonne. **Les fonctions mentales dans les sociétés inférieures.** 1 vol. in-8°. 1910 .... 7 fr. 50

COLLECTION HISTORIQUE DES GRANDS PHILOSOPHES

PHILOSOPHIE ANCIENNE

ARISTOTE. La Poétique d'Aristote, par A. Hatzfeld, et M. Dufour. 1 vol. in-8, 1900........................... 6 fr.

— Physique, II, trad. et commentaire par O. Hamelin. prof. à la Sorbonne. 1 vol. in-8.............................. 3 fr.

— Aristote et l'idéalisme platonicien, par Ch. Werner, docteur ès lettres. 1910. 1 vol. in-8..................... 7 fr. 50

SOCRATE. * Philosophie de Socrate, par A. Fouillée. de l'Institut. 2 vol. in-8. 16 fr.

— Le Procès de Socrate, par G. Sorel. 1 vol. in-8...................... 3 fr. 50

PLATON. La Théorie platonicienne des Sciences, par Élie Halévy. In-8. 1895 5 fr.

— Œuvres, traduction Victor Cousin revue par J. Barthélemy-Saint-Hilaire : *Socrate et Platon* ou *le Platonisme* — *Eutyphron* — *Apologie de Socrate* — *Criton* — *Phédon*. 1 v. in-8. 1896. 7 fr. 50

— La définition de l'être et la nature des idées dans le Sophiste de Platon, par A. Diès, docteur ès lettres, 1 vol. in-8 1909.............................. 4 fr.

ÉPICURE. * La Morale d'Épicure, par M. Guyau. 1 vol. in-8°, 5e édit..... 7 fr. 50

MARC-AURÈLE. Les pensées de Marc-Aurèle. Trad. A.-P. Lemercier, doyen de l'Univ. de Caen. 1909. 1 vol. in-16 3 fr. 50

BÉNARD. La Philosophie ancienne, ses systèmes. 1 vol. in-8.............. 9 fr.

FAVRE (Mme Jules), née Velten. La Morale de Socrate. In-18....... 3 fr. 50

— Morale d'Aristote. In-18...... 3 fr. 50

OUVRÉ (H.). Les formes littéraires de la pensée grecque. 1 vol. in-8....... 10 fr.

GOMPERZ. Les penseurs de la Grèce. Trad. Reymond. (*Trad. cour. par l'Académie française.*)

I. *La philosophie antésocratique*. 1 vol. gr. in-8, 2e édit.................. 10 fr.

II. * *Athènes, Socrate et les Socratiques, Platon*. 1 vol. gr. in-8, 2e édit.... 12 fr.

III. (*Sous presse*).

RODIER (G.), prof. à la Sorbonne. * La Physique de Straton de Lampsaque. In-8. 3 fr.

TANNERY (Paul). Pour la science hellène. 1 vol. in-8..................... 7 fr. 50

MILHAUD (G.). prof. à la Sorbonne. * Les philosophes géomètres de la Grèce. In-8, 1900 (*Couronné par l'Institut*), 6 fr.

FABRE (Joseph). La Pensée antique. *De Moïse à Marc-Aurèle*. 3e édit..... 5 fr.

— * La Pensée chrétienne. *Des Evangiles à l'Imitation de J.-C.* 1 vol. in-8..... 9 fr.

LAFONTAINE (A.). Le Plaisir, *d'après Platon et Aristote*. 1 vol. in-8..... 6 fr.

DIÈS (A.), docteur ès lettres. Le cycle mystique. *La divinité. Origine et fin des existences individuelles dans la philosophie antésocratique*, 1909. 1 vol. in-8.. 4 fr.

RIVAUD (A.), chargé de cours à l'Université de Poitiers. Le problème du devenir et la notion de la matière, *des origines jusqu'à Théophraste*. (*Couronné par l'Académie française*.) In-8, 1906. 10 fr.

GUYOT (H.), docteur ès lettres. L'Infinité divine *depuis Philon le Juif jusqu'à Plotin*. In-8. 1906.................. 5 fr.

— Les réminiscences de Philon le Juif chez Plotin. Broch. in-8................ 2 fr.

ROBIN (L.), chargé de cours à l'Université de Caen. La théorie platonicienne des idées et des nombres d'après Aristote. Etude historique et critique. In-8. (*Récomp. par l'Institut*)........ 12 fr. 50

— La théorie platonicienne de l'Amour. 1 vol. in-8...................... 3 fr. 75

(Ces deux volumes ont été couronnés par l'Association pour l'encouragement des Etudes grecques.)

PHILOSOPHIES MÉDIÉVALE ET MODERNE

BULLIAT (G.), doct. en théologie et en droit canon. Thesaurus philosophiæ thomisticæ seu selecti textus philosophici ex sancti Thomæ aquinatis operibus deprompti et secundum ordinem in scholis hodie usurpatum. 1 vol. gr. in-8. 6 fr.

* DESCARTES, par L. Liard, de l'Institut, 2e édit. 1 vol. in-8................ 5 fr

— Essai sur l'Esthétique de Descartes, par par E. Krantz. prof. à l'Univ de Nancy. 1 vol. in-8........................ 6 fr.

— Descartes, directeur spirituel, par V. de Swarte. In-16 avec planches. (*Cour. par l'Institut*)....................... 4 fr. 50

LEIBNIZ. * Œuvres philosophiques, pub. par P. Janet. 2 vol. in-8......... 20 fr.

— * La logique de Leibniz, par L. Couturat. 1 vol. in-8...................... 12 fr.

— Opusc. et fragm. inédits de Leibniz, par L. Couturat. 1 vol. in-8......... 25 fr.

— * Leibniz et l'organisation religieuse de la Terre, d'après des documents inédits.

LEIBNIZ. La philosophie de Leibniz, par B. Russell, trad par M. Ray, préface de M. Lévy-Bruhl, 1 vol. in-8..... 3 fr. 75

— Discours de la métaphysique, introduction et notes par H. Lestienne. 1 vol. in-8.............................. 2 fr.

— Leibniz historien. *Essai sur l'activité et la méthode historique de Leibniz*, par L. Davillé, docteur ès lettres, 1 vol. in-8 1909.............................. 12 fr.

PICAVET, chargé de cours à la Sorbonne. Histoire générale et comparée des philosophies médiévales. In-8. 2e éd............................ 7 fr. 50

WULF (M. de). Histoire de la philosophie médiévale. 2e éd. 1 vol. in-8...... 10 fr.

FABRE (Joseph). * L'Imitation de Jésus-Christ. Trad. nouvelle avec préface. 1 vol. in-8. 1907.................... 7 fr.

— * La pensée moderne. *De Luther à Leibniz*. 1 vol. in-8. 1908.............. 8 fr.

SPINOZA. Benedicti de Spinosa opera, quotquot reperta sunt. Edition J. VAN VLOTEN et J.-P.-N. LAND. 3 vol. in-18, cartonnés .... 18 fr.

— Ethica ordine geometrico demonstrata, édition J. Van Vloten et J. P. N. Land. 1 vol. gr. in-8 .... 4 fr. 30

— Sa Philosophie, par L. BRUNSCHVICG. 2e édit. 1 vol. in-8............. 3 fr. 75

FIGARD (L.), docteur ès lettres. Un Médecin philosophe au XVIe siècle. *La psychologie de Jean Fernel.* 1 vol. in-8. 1903 .... 7 fr. 50

GASSENDI. La Philosophie de Gassendi, par P.-F. THOMAS. 1 vol. in-8...... 6 fr.

MALEBRANCHE. * La Philosophie de Malebranche, par OLLÉ-LAPRUNE, de l'Institut. 2 vol. in-8...................... 16 fr.

PASCAL. Le Scepticisme de Pascal, par DROZ, 1 vol. in-8........................ 6 fr.

VOLTAIRE. Les Sciences au XVIIIe siècle Voltaire physicien, par EM. SAIGEY. 1 vol. in-8.............................. 5 fr.

DAMIRON. Mémoires pour servir à l'Histoire de la Philosophie au XVIIIe Siècle. 3 vol. in-18...................... 15 fr.

J.-J. ROUSSEAU. * Du Contrat social, avec les versions primitives; Introduction par Edmond Dreyfus-Brisac. 1 fort volume grand in-8.......................... 12 fr.

ERASME. Stultitiæ laus des Erasmi Rot. declamatio. Publié et annoté par J.-B. Kan, avec fig. de Holbein. 1 vol. in-8. 6 fr. 75

WULF (DE). Introduction à la Philosophie néo-scolastique. 1904. 1 vol. gr. in-8. 5 fr.

ROUSSELOT (P.), docteur ès lettres. L'Intellectualisme de Saint-Thomas. 1908. 1 vol. in-8........................ 6 fr

PHILOSOPHIE ANGLAISE

DUGALD-STEWART. * Philosophie de l'esprit humain. 3 vol. in-12...... 9 fr.

OLLION (H.), docteur ès lettres. * La Philosophie générale de John Locke. 1909. 1 vol. in-8...................... 7 fr. 50

BERKELEY. Œuvres choisies. *Nouvelle théorie de la vision. Dialogues d'Hylas et de Philonoüs.* Trad. par MM. Beaulavon et Parodi. 1 vol. in-8 .... 5 fr.

GOURG (R.), docteur ès lettres. Le Journal philosophique de Berkeley. (*Commonplace Book*). Etude et traduction. 1 vol. gr. in-8.......................... 4 fr.

— William Godwin (1756-1836). Sa vie, ses œuvres principales. *La " Justice politique ".* 1 vol. in-8................ 6 fr.

PHILOSOPHIE ALLEMANDE

SCHOPENHAUER (A.). Le Monde comme Volonté et comme Représentation. Trad. par A. Burdeau, 5e édit., 3 volumes in-8. Chaque volume .... 7 fr. 50

— Essai sur le Libre Arbitre. Trad. et introd. par Salomon Reinach, 11e édition. 1 vol. in-16.......................... 2 fr. 50

— Le Fondement de la Morale. Trad. par A. Burdeau. 10e édit. 1 vol. in-16. 2 fr. 50

— Pensées et Fragments. *Vie et Correspondance. — Les Douleurs du Monde. — L'Amour. — La Mort. — L'Art et la Morale.* Traduit par J. Bourdeau, 23e édition. 1 vol. in-16............... 2 fr. 50

PARERGA ET PARALIPOMENA

— Aphorismes sur la Sagesse dans la Vie. Traduit par M. Cantacuzène. 9e édit. 1 vol. in-8................................ 5 fr

— Ecrivains et Style. Trad., introd. et notes par A. Dietrich. 1 vol. in-16, 2e éd. 2 fr. 50

— Sur la Religion. Trad., introd. et notes de A. Dietrich. 1 vol. in-16, 2e édit. 2 fr. 50

— Philosophie et Philosophes. Trad., introd. et notes par A. Dietrich. 1 v. in-16. 2 fr. 50

— Ethique, Droit et Politique. Trad., introd. et notes par A. Dietrich. 1 v. in-16. 2 fr. 50

— Métaphysique et Esthétique. Trad., introd. et notes par A. Dietrich. 1 v. in-16. 2 fr. 50

— La Philosophie de Schopenhauer, par Th. RIBOT, 12e éd., 1 vol. in-16. 2 fr. 50

— L'Optimisme de Schopenhauer. *Etude sur Schopenhauer*, par S. RZEWUSKI. 1 vol.

STRAUSS (David-Frédéric), Sa vie et son œuvre, par A. LÉVY, prof. de littérature allemande à l'Université de Nancy. 1 vol. in-8. 1910......................... 5 fr.

DUMONT (P.), doct. en philosophie. Nicolas de Béguelin (1714-1789). Fragment de l'histoire des idées philosophiques en Allemagne dans la seconde moitié du XVIIIe siècle. 1 vol. gr. in-8................ 4 fr.

FEUERBACH. Sa Philosophie, par A. LÉVY, prof. à l'Univ. de Nancy. 1 vol. in-8. 10 fr.

JACOBI. Sa Philosophie, par L. LÉVY-BRUHL. 1 vol. in-8.......................... 5 fr.

KANT. Critique de la Raison pratique, trad., introd. et notes, par M. Picavet, 3e édit.. 1 vol. in-8................ 6 fr.

— * Critique de la Raison pure, traduction par MM. Pacaud et Tremesaygues. 2e éd., in-8.............................. 12 fr.

— Éclaircissements sur la Critique de la Raison pure, trad. Tissot, 1 vol. in-8. 6 fr.

— Doctrine de la Vertu, traduction Barni. 1 vol. in-8.......................... 8 fr.

— * Mélanges de Logique, traduction Tissot, 1 vol. in-8 .... 6 fr.

— * Essai sur l'Esthétique de Kant, par V. BASCH. 1 vol. in-8............ 10 fr.

— Sa Morale, par A. CRESSON. 2e édit., 1 vol. in-16........................... 2 fr. 50

— Sa philosophie pratique, par V. DELBOS. 1 vol. in-8................. 12 fr. 50

— L'Idée ou Critique du Kantisme, par C. PIAT. 2e édit. 1 vol. in-8....... 6 fr.

KANT et FICHTE et le Problème de l'Éducation, par Paul DUPROIX, 1 vol. in-8. 1896.............................. 5 fr.

SCHELLING. Bruno, ou du Principe divin. 1 vol. in-8 .... 3 fr. 50

HEGEL. * Logique. 2 vol. in-8...... 14 fr.

HEGEL. * Philosophie de l'Esprit. 2 volumes .... 18 fr.
— * Philosophie de la Religion. 2 vol. 20 fr.
— La Poétique. 2 vol. in-8......... 12 fr.
— Esthétique. 2 vol. in-8 .... 16 fr.
— Antécédents de l'Hégélianisme dans la philosophie française, par E. BEAUSSIRE. 1 vol. in-18.................. 2 fr. 50
— Introduction à la Philosophie de Hegel, par VÉRA. 1 vol. in-8.......... 6 fr. 50
— * La Logique de Hegel, par Eug. NOEL. 1 vol. in-8........................ 3 fr.
HERBART. * Principales Œuvres pédagogiques, trad. Pinloche. In-8.... 7 fr. 50
— La Métaphysique de Herbart et la critique de Kant, par M. MAUXION, prof. à l'Univ. de Poitiers. 1 vol. in-8. 7 fr. 50
HERBART. L'Éducation par l'Instruction et Herbart, par le même. 2e éd. 1 v. in-16. 1906........................ 2 fr. 50
SCHILLER. Sa poétique, par V. BASCH, prof. adj. à la Sorbonne. 1 vol. in-8. 1902. 4 fr.
SCHLEIERMACHER. Sa philosophie religieuse, par E. CRAMAUSSEL, doct. ès lettres, agrégé de phil. 1 vol. in-8. 1909... 5 fr.
DELACROIX (H.) maître de conférences à la Sorbonne. Essai sur le Mysticisme spéculatif en Allemagne au XIVe siècle, 1 vol. in-8. 1900................... 5 fr.
VAN BIÉMA (E.), docteur ès lettres, agrégé de philosophie. * L'Espace et le Temps chez Leibniz et chez Kant. 1908. 1 vol. in-8. 6 fr.
— * Martin Knutzen. *La Critique de l'Harmonie préétablie*. 1908. 1 vol. in-8.. 3 fr

LES GRANDS PHILOSOPHES

Publiés sous la direction de M. C. PIAT

Agrégé de philosophie, docteur ès lettres, professeur à l'Institut catholique de Paris.

Liste des volumes par ordre d'apparition.

* Kant, par M. RUYSSEN, professeur à l'Université de Bordeaux. 2e édition. 1 vol. in-8. (*Couronné par l'Institut*)........................ 7 fr. 50
* Socrate, par C. PIAT. 1 vol. in-8........................ 5 fr.
* Avicenne, par le baron CARRA DE VAUX. 1 vol. in-8 .... 5 fr.
* Saint Augustin, par Jules MARTIN. 2e édition. 1 vol. in-8........................ 7 fr. 50
* Malebranche, par Henri JOLY, de l'Institut. 1 vol. in-8........................ 5 fr.
* Pascal, par A. HATZFELD. 1 vol. in-8........................ 5 fr.
* Saint Anselme, par le Cte DOMET DE VORGES. 1 vol. in-8........................ 5 fr.
Spinoza, par P.-L. COUCHOUD, agrégé de l'Université. 1 vol. in-8. (*Couronné par l'Académie française*)........................ 5 fr.
Aristote, par C. PIAT. 1 vol. in-8........................ 5 fr.
Gazali, par le baron CARRA DE VAUX. 1 vol. in-8. (*Couronné par l'Académie française*). 5 fr.
* Maine de Biran, par Marius COUAILHAC. 1 vol. in-8. (*Récompensé par l'Institut*). 7 fr. 50
* Platon, par C. PIAT, 1 vol. in-8........................ 7 fr. 50
Montaigne, par F. STROWSKI, professeur à l'Université de Bordeaux. 1 vol. in-8...... 6 fr.
Philon, par Jules MARTIN. 1 vol. in-8........................ 5 fr.
Rosmini, par J. PALHORIÈS, docteur ès lettres. 1 vol. in-8........................ 7 fr. 50

LES MAITRES DE LA MUSIQUE

Études d'Histoire et d'Esthétique, publiées sous la direction de **M. JEAN CHANTAVOINE**

Chaque volume in-8 écu de 250 pages environ........................ 3 fr. 50

Collection honorée d'une souscription du Ministère des Beaux-Arts.

Viennent de paraître :

LISZT, par Jean CHANTAVOINE.
GOUNOD, par Camille BELLAIGUE.

Précédemment parus :

GLUCK, par Julien TIERSOT.
WAGNER, par Henri LICHTENBERGER (*3e édition*).
TROUVÈRES ET TROUBADOURS, par Pierre AUBRY (*2e édit.*).
* **HAYDN**, par Michel BRENET (*2e édition*).
* **RAMEAU**, par Louis LALOY (*2e édition*).
* **MOUSSORGSKY**, par M.-D. CALVOCORESSI.
* **J.-S. BACH**, par André PIRRO (*3e édition*).
* **CÉSAR FRANCK**, par Vincent D'INDY (*5e édition*).
* **PALESTRINA**, par Michel BRENET (*3e édition*).
* **BEETHOVEN**, par Jean CHANTAVOINE (*5e édition*).

BIBLIOTHÈQUE GÉNÉRALE
DES SCIENCES SOCIALES

Secrét. de la Rédaction : DICK MAY, Secrét. général de l'École des Hautes-Études Sociales.

Chaque volume in-8 de 300 pages environ, cartonné à l'anglaise............. 6 fr.

1. **L'Individualisation de la peine**, par R. SALEILLES, professeur à la Faculté de droit de l'Université de Paris, 2e édit. mise au point par G. MORIN, docteur en droit.
2. **L'Idéalisme social**, par Eug. FOURNIÈRE, prof. au Conservatoire des Arts et Métiers. 2e éd.
3. * **Ouvriers du temps passé** (xve et xvie siècles), par H. HAUSER, professeur à l'Université de Dijon. 3e édit.
4. * **Les Transformations du pouvoir**, par G. TARDE, de l'Institut. 2e édit.
5. * **Morale sociale**, par MM. G. BELOT, MARCEL BERNÈS, BRUNSCHVICG, F. BUISSON, DARLU, DAURIAC, DELBET, CH. GIDE, M. KOVALEVSKY, MALAPERT, le R. P. MAUMUS, DE ROBERTY, G. SOREL, le Pasteur WAGNER. Préf. d'E. Boutroux, de l'Institut. 2e éd.
6. * **Les Enquêtes, pratique et théorie**, par P. DU MAROUSSEM. (*Couronné par l'Institut.*)
7. * **Questions de Morale**, par MM. BELOT, BERNÈS, F. BUISSON, A. CROISET, DARLU, DELBOS, FOURNIÈRE, MALAPERT, MOCH, PARODI, G. SOREL. 2e édit.
8. **Le Développement du catholicisme social** depuis l'encyclique *Rerum novarum*, par Max TURMANN, professeur à la Faculté de droit de l'Université de Fribourg. 2e édit.
9. **Le Socialisme sans doctrine**. *La Question ouvrière et la Question agraire en Australie et en Nouvelle-Zélande*, par Albert MÉTIN, agrégé de l'Université, 2e édit.
10. * **Assistance sociale**. *Pauvres et Mendiants*, par Paul STRAUSS, sénateur.
11. * **L'Éducation morale dans l'Université**, par MM. LÉVY-BRUHL, DARLU, M. BERNÈS, KORTZ, CLAIRIN, ROCAFORT, BIOCHE, Ph. GIDEL, MALAPERT, BELOT.
12. * **La Méthode historique appliquée aux sciences sociales**, par Charles SEIGNOBOS, professeur à la Sorbonne. 2e édit.
13. * **L'hygiène sociale**, par E. DUCLAUX, de l'Institut, directeur de l'Institut Pasteur.
14. **Le Contrat de travail**. *Le rôle des syndicats professionnels*, par P. BUREAU, professeur à la Faculté libre de droit de Paris.
15. * **Essai d'une philosophie de la solidarité**, par MM. DARLU, RAUH, F. BUISSON, GIDE, X. LÉON, LA FONTAINE, E. BOUTROUX. 2e édit.
16. * **L'Exode rural et le retour aux champs**, par E. VANDERVELDE. 2e édit.
17. * **L'Éducation de la démocratie**, par MM. E. LAVISSE, A. CROISET, Ch. SEIGNOBOS, P. MALAPERT, G. LANSON, J. HADAMARD. 2e édit.
18. * **La lutte pour l'existence et l'évolution des sociétés**, par J.-L. de LANESSAN.
19. * **La Concurrence sociale et les devoirs sociaux**, par le MÊME.
20. * **L'Individualisme anarchiste. Max Stirner**, par V. BASCH, professeur à la Sorbonne.
21. * **La Démocratie devant la science**, par C. BOUGLÉ, chargé de cours à la Sorbonne. 2e édit. revue. (*Récompensé par l'Institut.*)
22. * **Les Applications sociales de la solidarité**, par MM. P. BUDIN, Ch. GIDE, H MONOD PAULET, ROBIN, SIEGFRIED, BROUARDEL. Préface de M. Léon Bourgeois.
23. **La Paix et l'Enseignement pacifiste**, par MM. Fr. PASSY, Ch. RICHET, d'ESTOURNELLES DE CONSTANT, E. BOURGEOIS, A. WEISS, H. LA FONTAINE, G. LYON.
24. * **Études sur la philosophie morale au XIXe siècle**, par MM. BELOT, DARLU, M. BERNÈS, A. LANDRY, GIDE, ROBERTY, ALLIER, H. LICHTENBERGER, L. BRUNSCHVICG.
25. * **Enseignement et Démocratie**, par MM. APPELL, J. BOITEL, A. CROISET, A. DEVINAT, Ch.-V. LANGLOIS, G. LANSON, A. MILLERAND, Ch. SEIGNOBOS.
26. * **Religions et Sociétés**, par MM. Th. REINACH, A. PUECH, R. ALLIER, A. LEROY-BEAULIEU, le baron CARRA de VAUX, H. DREYFUS.
27. * **Essais socialistes**. *La religion, l'art, l'alcool*, par E. VANDERVELDE.
28. * **Le surpeuplement et les habitations à bon marché**, par H. TUROT, conseiller municipal de Paris, et H. BELLAMY.
29. * **L'Individu, l'Association et l'État**, par E. FOURNIÈRE.
30. * **Les Trusts et les Syndicats de producteurs**, par J. CHASTIN, professeur au lycée Voltaire. (*Récompensé par l'Institut*).
31. * **Le droit de grève**, par MM. Ch. GIDE, H. BARTHÉLEMY, P. BUREAU, A. KEUFER, C. PERREAU, Ch. PICQUENARD, A.-E. SAYOUS, F. FAGNOT, E. VANDERVELDE.
32. * **Morales et Religions**, par R. ALLIER, G. BELOT, le Baron CARRA DE VAUX, F. CHALLAYE, A. CROISET, L. DORIZON, E. EHRHARDT, E. de FAYE, Ad. LODS, W. MONOD, A. PUECH.
33. **La Nation armée**, par MM. le Général BAZAINE-HAYTER, C. BOUGLÉ, E. BOURGEOIS. le Cne BOURGUET, E. BOUTROUX, A. CROISET, G. DEMENY, G. LANSON, L. PINEAU, le Cne POTEZ, F. RAUH.
34. * **La criminalité dans l'adolescence**. *Causes et remèdes d'un mal social actuel*, par G.-L. DUPRAT, docteur ès lettres. (*Couronné par l'Institut.*)
35. **Médecine et pédagogie**, par MM. le Dr ALBERT MATHIEU, le Dr GILLET, le Dr H. MÉRY, le Dr GRANJUX, P. MALAPERT, le Dr LUCIEN BUTTE, le Dr PIERRE RÉGNIER,

BIBLIOTHÈQUE
D'HISTOIRE CONTEMPORAINE

Volumes in-16 brochés à **3** fr. **50**. — Volumes in-8 brochés de divers prix.

Volumes parus en 1909 :

AULARD (A.), professeur à l'Université de Paris. **Études et leçons sur la Révolution française.** 6e série. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

CHALLAYE (F.). **Le Congo Français.** *La question internationale du Congo.* 1 vol. in-8. 5 fr.

DEBIDOUR, professeur à la Sorbonne. **L'Église catholique et l'État en France sous la troisième République (1870-1906).** Tome II (1898-1906). 1 vol. in-8........ 10 fr.

DRIAULT (E.), agrégé d'histoire. * **Vue générale de l'histoire de la civilisation.** I. *Les origines.* II. *Les temps modernes.* 2 vol. in-16 avec 218 gravures et 34 cartes. (*Récompensés par l'Institut.*)........ 7 fr.

— * **Le monde actuel.** *Tableau politique et économique.* 1 vol. in-8........ 7 fr.

— **La politique extérieure du 1er Consul (1800-1803).** (*Napoléon et l'Europe*). 1 vol. in-8........ 7 fr.

— et MONOD (G.). **Histoire politique et sociale (1815-1909).** (*Évolution du monde moderne.*) 1 vol. in-16, avec gravures et cartes........ 5 fr.

FÈVRE (J.), professeur à l'École normale de Dijon, et H. HAUSER, professeur à l'Université de Dijon. * **Régions et pays de France.** 1 vol. in-8, avec 147 gravures et cartes dans le texte........ 7 fr.

HANDELSMAN (M.). **Napoléon et la Pologne (1806-1807).** 1 vol. in-8........ 5 fr.

HARTMANN (Lieut.-Colonel). **Les officiers de l'armée royale et la Révolution.** 1 vol. in-8........ 10 fr.

HUBERT (L.), député. * **L'éveil d'un monde.** *L'œuvre de la France en Afrique Occidentale.* 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

JARAY (G.-Louis), auditeur au Conseil d'État. **La question sociale et le socialisme en Hongrie.** 1 vol. in-8, avec 5 cartes hors texte........ 7 fr.

LEBÈGUE (E.). **Thouret (1746-1794).** *La vie et l'œuvre d'un constituant.* 1 vol. in-8... 7 fr.

LÉMONON (E.). **L'Europe et la politique britannique (1882-1909).** Préface de M. Paul Deschanel, de l'Académie française. 1 vol. in-8........ 10 fr.

MAILATH (Cte J. de). **La Hongrie rurale, sociale et politique.** Préface de M. René Henry. 1 vol. in-8........ 5 fr.

MANTOUX (P.), docteur ès lettres. **A travers l'Angleterre contemporaine.** *La guerre sud-africaine et l'opinion. L'organisation du parti ouvrier. L'évolution du Gouvernement. et de l'État.* Préface de M. G. Monod, de l'Institut. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

RODES (Jean). **La Chine nouvelle.** 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

Le socialisme à l'étranger. *Angleterre, Allemagne, Autriche, Italie, Espagne, Hongrie, Russie, Japon, États-Unis*, par MM. J. Bardoux, G. Gidel, Kinzo-Goraï, G. Isambert, G. Louis-Jaray, A. Marvaud, Da Motta de San Miguel, P. Quentin-Bauchart, M. Revon, A. Tardieu. Préface de A. Leroy-Beaulieu, de l'Institut, directeur de l'École des Sciences politiques, conclusion de J. Bourdeau, correspondant de l'Institut. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

TARDIEU (A.), Secrétaire honoraire d'ambassade. * **La France et les Alliances.** *La lutte pour l'équilibre.* 1 vol. in-16. (*Récompensé par l'Institut.*)........ 3 fr. 50

La vie politique dans les Deux Mondes, publiée sous la direction de M. A. Viallatte, professeur à l'École des Sciences politiques, avec la collaboration de professeurs et d'anciens élèves de l'École des Sciences politiques. *2e année, 1907-1908.* 1 fort vol. in-8...... 10 fr.

WEILL (G.), professeur adjoint à l'Université de Caen. **Histoire du catholicisme libéral en France (1828-1908).** 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

Précédemment publiés :

EUROPE

DEBIDOUR (A.), professeur à la Sorbonne. * **Histoire diplomatique de l'Europe, de 1815 à 1878.** 2 vol. in-8. (*Ouvrage couronné par l'Institut.*)........ 18 fr.

DOELLINGER (I. de). **La papauté, ses origines au moyen âge, son influence jusqu'en 1870.** Traduit par A. Giraud-Teulon. 1904. 1 vol. in-8........ 7 fr.

SYBEL (H. de). * **Histoire de l'Europe pendant la Révolution française**, traduit de l'allemand par Mlle Dosquet. Ouvrage complet en 6 vol. in-8........ 42 fr.

TARDIEU (A.), secrétaire honoraire d'ambassade. **La Conférence d'Algésiras.** *Histoire diplomatique de la crise marocaine* (15 janvier-7 avril 1906). 3e édit. revue et augmentée d'un appendice sur *Le Maroc après la Conférence* (*1906-1909*). 1 vol. in-8. 1909........ 10 fr.

— * **Questions diplomatiques de l'année 1904.** 1 vol. in-16. (*Ouvrage couronné par l'Académie française.*). 1905........ 3 fr. 50

FRANCE

Révolution et Empire

AULARD (A.), professeur à la Sorbonne. * **Le Culte de la Raison et le Culte de l'Être suprême**, étude historique (1793-1794). 3e édit. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

BONDOIS (P.), agrégé d'histoire. * Napoléon et la société de son temps (1793-1821). 1 vol. in-8 ... 7 fr.
BORNAREL (E.), docteur ès lettres. * Cambon et la Révolution française. 1 vol. in-8. 1906 ... 7 fr.
CAHEN (L.), docteur ès lettres, professeur au lycée Condorcet. * Condorcet et la Révolution française. 1 vol. in-8. (*Récompensé par l'Institut*) ... 10 fr.
CARNOT (H.), sénateur. * La Révolution française, résumé historique. 1 vol. in-16. 3 fr. 50
DEBIDOUR (A.), professeur à la Sorbonne. * Histoire des rapports de l'Église et de l'État en France (1789-1870). 1 fort vol. in-8. (*Couronné par l'Institut.*). 1898 ... 12 fr.
— * L'Église catholique et l'État en France sous la troisième République (1870-1906). — I. (1870-1889). 1 vol. in-8. 1906. 7 fr. — II. (1889-1906). 1 vol. in-8. 1909 ... 10 fr.
DESPOIS (Eug.). * Le Vandalisme révolutionnaire. Fondations littéraires, scientifiques et artistiques de la Convention. 4e édit. 1 vol. in-16 ... 3 fr. 50
DRIAULT (E.), agrégé d'histoire. La politique orientale de Napoléon. SÉBASTIANI et GARDANE (1806-1808). 1 vol. in-8. (*Récompensé par l'Institut.*). 1902 ... 7 fr.
— * Napoléon en Italie (1800-1812). 1 vol. in-8. 1906 ... 10 fr
DUMOULIN (Maurice). * Figures du temps passé. 1 vol. in-16. 1906 ... 3 fr. 50
GOMEL (G.). Les causes financières de la Révolution française. *Les ministères de Turgot et de Necker.* 1 vol. in-8 ... 8 fr.
— Les causes financières de la Révolution française. *Les derniers Contrôleurs généraux.* 1 vol. in-8 ... 8 fr.
— Histoire financière de l'Assemblée Constituante (1789-1791). 2 vol. in-8. 16 fr. — Tome I : (1789). 8 fr. Tome II : (1790-1791) ... 8 fr.
— Histoire financière de la Législative et de la Convention. 2 vol. in-8. 15 fr. — Tome I : (1792-1793). 7 fr. 50. Tome II : (1793-1795) ... 7 fr. 50
MATHIEZ (A.), agrégé d'histoire, docteur ès lettres. * La théophilanthropie et le culte décadaire, (1796-1801). 1 vol. in-8. 1903 ... 12 fr.
— * Contributions à l'histoire religieuse de la Révolution française. In-16. 1906. 3 fr. 50
MARCELLIN PELLET, ancien député. Variétés révolutionnaires. 3 vol. in-16, précédés d'une préface de A. Ranc. Chaque vol. séparément ... 3 fr. 50
MOLLIEN (Cte). Mémoires d'un ministre du trésor public (1780-1845), publiés par M. Ch. Gomel. 3 vol. in-8 ... 15 fr.
SILVESTRE, professeur à l'École des Sciences politiques. De Waterloo à Sainte-Hélène (20 juin-16 octobre 1815). 1 vol. in-16 ... 3 fr. 50
SPULLER (Eug.), ancien ministre de l'Instruction publique. Hommes et choses de la Révolution. 1 vol. in-18 ... 3 fr. 50
STOURM (R.), de l'Institut. Les finances de l'ancien régime et de la Révolution. 2 vol. in-8 ... 16 fr.
— Les finances du Consulat. 1 vol. in-8 ... 7 fr. 50
THENARD (L.) et GUYOT (R.). * Le Conventionnel Goujon (1766-1793). 1 vol. in-8. (*Récompensé par l'Institut.*) 1908 ... 5 fr.
VALLAUX (C.). * Les campagnes des armées françaises (1793-1815). 1 vol. in-16, avec 17 cartes dans le texte ... 3 fr. 50

Époque contemporaine

BLANC (Louis). * Histoire de Dix ans. (1830-1840). 5 vol. in-8 ... 25 fr.
DEBIDOUR, professeur à la Sorbonne. * Histoire des rapports de l'Église et de l'État en France (1789-1870). 1 fort vol. in-8. (*Couronné par l'Institut*) ... 12 fr.
— * L'Église catholique en France sous la troisième République (1870-1906). — I. (1870-1889), 1 vol. in-8. 1906. 7 fr. — II. (1889-1906). 1 vol. in-8. 1909 ... 10 fr.
DELORD (Taxile). * Histoire du second Empire (1848-1870). 6 vol. in-8 ... 42 fr.
GAFFAREL (P.), professeur à l'Université d'Aix-Marseille. * La politique coloniale en France (1789-1830). 1 vol. in-8. 1907 ... 7 fr.
— * Les Colonies françaises. 1 vol. in-8. 6e édition revue et augmentée ... 5 fr.
GAISMAN (A.). * L'Œuvre de la France au Tonkin. Préface de M. J.-L. de Lanessan. 1 vol. in-16 avec 4 cartes en couleurs, 1906 ... 3 fr. 50
LANESSAN (J.-L. de). * L'Indo-Chine française. Étude économique, politique et administrative. 1 vol. in-8, avec 5 cartes en couleurs hors texte ... 15 fr.
— * L'État et les Églises en France. *Histoire de leurs rapports, des origines jusqu'à la Séparation.* 1 vol. in-16. 1906 ... 3 fr. 50
— * Les Missions et leur protectorat. 1 vol. in-16. 1907 ... 3 fr. 50
LAPIE (P.), professeur à l'Université de Bordeaux. Les Civilisations tunisiennes (Musulmans, Israélites, Européens). In-16. 1898 (*Couronné par l'Académie française.*) ... 3 fr. 50
LEBLOND (Marius-Ary). La société française sous la troisième République. 1 vol. in-8. 1905 ... 5 fr.
NOEL (O.). Histoire du commerce extérieur de la France depuis la Révolution. 1 vol. in-8 ... 6 fr.
PIOLET (J.-B.). La France hors de France, notre émigration, sa nécessité, ses conditions. 1 vol. in-8. 1900 (*Couronné par l'Institut*) ... 10 fr.

SPULLER (E.), ancien ministre de l'Instruction publique. * **Figures disparues, portraits contemporains littéraires et politiques.** 3 vol. in-16. Chacun........................ 3 fr. 50
TCHERNOFF (J.). **Associations et Sociétés secrètes sous la deuxième République (1848-1851).** 1 vol. in-8. 1905.. 7 fr.
VIGNON (L.), professeur à l'École coloniale. **La France dans l'Afrique du nord.** 2e édition. 1 vol. in-8 (*Récompensé par l'Institut.*).. 7 fr.
— **L'Expansion de la France.** 1 vol. in-18. 3 fr. 50. — Le même. Édition in-8........ 7 fr.
WAHL, inspecteur général de l'Instruction publique, et A. BERNARD, professeur à la Sorbonne. * **L'Algérie.** 1 vol. in-8. 5e édit., 1908. (*Ouvrage couronné par l'Institut.*). 5 fr.
WEILL (G.), prof. adjoint à l'Univ. de Caen. **Le Parti républicain en France de 1814 à 1870.** 1 vol. in-8. 1900. (*Récompensé par l'Institut.*)................................ 10 fr.
— * **Histoire du mouvement social en France (1852-1902).** 1 vol. in-8. 1905............ 7 fr.
— **L'École saint-simonienne, son histoire, son influence jusqu'à nos jours.** In 16. 1896. 3 fr. 50
ZEVORT (E.), recteur de l'Académie de Caen. **Histoire de la troisième République :**
Tome I. * *La Présidence de M. Thiers.* 1 vol. in-8. 3e édit........................ 7 fr.
Tome II. * *La Présidence du Maréchal.* 1 vol. in-8. 2e édit........................ 7 fr.
Tome III. * *La Présidence de Jules Grévy.* 1 vol. in-8. 2e édit.................... 7 fr.
Tome IV. *La Présidence de Sadi Carnot.* 1 vol. in-8.................................. 7 fr.

ANGLETERRE

MÉTIN (Albert), prof. à l'École Coloniale. * **Le Socialisme en Angleterre.** 1 vol. in-16. 3 fr. 50

ALLEMAGNE

ANDLER (Ch.), prof. à la Sorbonne. * **Les origines du socialisme d'État en Allemagne.** 1 vol. in-8. 1897.. 7 fr.
GUILLAND (A.), professeur d'histoire à l'École polytechnique suisse. * **L'Allemagne nouvelle et ses historiens.** 1 vol. in-8. 1899.. 5 fr.
MATTER (P.), doct. en droit, substitut au tribunal de la Seine. * **La Prusse et la Révolution de 1848.** 1 vol. in-16. 1903.. 3 fr. 50
— * **Bismarck et son temps.** (*Couronné par l'Institut*).
I. * *La préparation* (1815-1863). 1 vol. in-8. 1905.................................. 10 fr.
II. * *L'action* (1863-1870). 1 vol. in-8. 1906.. 10 fr.
III. * *Triomphe, splendeur et déclin* (1870-1898). 1 vol. in-8. 1908................ 10 fr.
MILHAUD (E.), professeur à l'Université de Genève. * **La Démocratie socialiste allemande.** 1 vol. in-8. 1903.. 10 fr.
SCHMIDT (Ch.), docteur ès lettres. **Le grand-duché de Berg (1806-1813).** 1905. 1 vol. in-8.. 10 fr.
VERON (Eug.). * **Histoire de la Prusse, depuis la mort de Frédéric II.** In-16. 6e édit. 3 fr. 50
— * **Histoire de l'Allemagne,** depuis la bataille de Sadowa jusqu'à nos jours. 1 vol. in-16. 3e édit., mise au courant des événements par P. Bondois....................... 3 fr. 50

AUTRICHE-HONGRIE

ASSELINE (L.). **Histoire de l'Autriche,** *depuis la mort de Marie-Thérèse jusqu'à nos jours.* 2e édit. 1 vol. in-18 avec une carte. 1884.................................... 3 fr. 50
AUERBACH, professeur à l'Université de Nancy. * **Les races et les nationalités en Autriche-Hongrie.** 1 vol. in-8. (2e éd. *sous presse*)...................................... 5 fr.
BOURLIER (J.). * **Les Tchèques et la Bohême contemporaine.** 1 vol. in-16....... 3 fr. 50
RECOULY (R.). * **Le pays magyar.** 1903. 1 vol. in-16................................ 3 fr. 50

RUSSIE

COMBES DE LESTRADE (Vte). **La Russie économique et sociale à l'avènement de Nicolas II.** 1 vol. in-8.. 6 fr.

ITALIE

BOLTON KING (M. A.). * **Histoire de l'unité italienne.** Histoire politique de l'Italie, de 1814 à 1871. Introd. de M. Yves Guyot. 2 vol. in-8.. 15 fr.
COMBES DE LESTRADE (Vte). **La Sicile sous la maison de Savoie.** 1 vol. in-18. 3 fr. 50
GAFFAREL (P.), professeur à l'Université d'Aix-Marseille. * **Bonaparte et les Républiques italiennes** (1796-1799). 1895. 1 vol. in-8... 5 fr.
SORIN (Élie). * **Histoire de l'Italie,** depuis 1815 jusqu'à la mort de Victor-Emmanuel. 1 vol. in-16. 1888.. 3 fr. 50

ESPAGNE

REYNALD (H.). * **Histoire de l'Espagne,** depuis la mort de Charles III. 1 vol. in-16. 3 fr. 50

ROUMANIE

DAMÉ (Fr.), * **Histoire de la Roumanie contemporaine,** depuis l'avènement des princes indigènes jusqu'à nos jours. 1 vol. in-8. 1900... 7 fr.

SUÈDE

SCHEFER (C.). * **Bernadotte - roi (1810-1818-1844).** 1 vol. in-8. 1899................ 5 fr.

SUISSE

DAENDLIKER. * **Histoire du peuple suisse.** Trad. de l'allem. par Mme Jules Favre et précédé d'une Introduction de Jules Favre. 1 vol. in-8.. 5 fr.

GRÈCE, TURQUIE, ÉGYPTE

DRIAULT (E.), agrégé d'histoire. * La question d'Orient, préface de G. Monod, de l'Institut. 1 vol. in-8. 4e édit. 1909 (*Couronné par l'Institut*)........ 7 fr.
MÉTIN (Albert), professeur à l'École coloniale. * La Transformation de l'Égypte. 1 vol. in-16. 1903 (Cour. par la Soc. de géogr. commerciale)........ 3 fr. 50
RODOCANACHI (E.). * Bonaparte et les îles Ioniennes. 1 vol. in-8........ 5 fr.

INDE

PIRIOU (E.), agrégé de l'Université. * L'Inde contemporaine et le mouvement national. 1905. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50

CHINE, JAPON

CORDIER (H.), de l'Institut, professeur à l'École des langues orientales. * Histoire des relations de la Chine avec les puissances occidentales (1860-1902), avec cartes. 3 vol. in-8, chacun séparément........ 10 fr.
— * L'Expédition de Chine de 1857-58. Histoire diplomat. 1905, 1 vol. in-8........ 7 fr
— * L'Expédition de Chine de 1860. Histoire diplomat. 1906. 1 vol. in-8........ 7 fr.
ALLIER (R.). Le protestantisme au Japon (1859-1907). 1 vol. in-16. 1908........ 3 fr. 50
COURANT (M.), maître de conférences à l'Université de Lyon. En Chine. *Mœurs et Institutions. Hommes et Faits.* 1 vol. in-16........ 3 fr. 50
DRIAULT (E.), agrégé d'histoire. * La Question d'Extrême-Orient. 1 vol. in-8. 1907. 7 fr

AMÉRIQUE

STEVENS. Les Sources de la Constitution des États-Unis. 1 vol. in-8........ 7 fr. 50
DEBERLE (Alf.). * Histoire de l'Amérique du Sud. 1 vol. in-16. 3e éd........ 3 fr. 50
VIALLATE (A.), professeur à l'École des Sciences politiques. L'Industrie américaine. 1 vol. in-8. 1908........ 10 fr.

QUESTIONS POLITIQUES ET SOCIALES

BARNI (Jules). * Histoire des Idées morales et politiques en France au XVIIIe siècle. 2 vol. in-16. Chaque volume........ 3 fr. 50
— * Les Moralistes français au XVIIIe siècle. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50
LOUIS BLANC. Discours politiques (1848-1881). 1 vol. in-8........ 7 fr. 50
BONET-MAURY. La Liberté de conscience en France (1598-1905). 1 vol. in-8, 2e édit. 5 fr.
D'EICHTHAL (Eug.), de l'Institut. Souveraineté du Peuple et Gouvernement. 1 vol. in-16, 1895........ 3 fr. 50
DEPASSE (Hector), député. Transformations sociales. 1 vol. in-16. 1894........ 3 fr. 50
— Du Travail et de ses conditions. 1 vol. in-16. 1895........ 3 fr. 50
DESCHANEL (E.). * Le Peuple et la Bourgeoisie. 1 vol. in-8........ 5 fr.
DRIAULT (E.), agrégé d'histoire. * Problèmes politiques et sociaux. 1 vol. in-8. 2e édit. 1906........ 7 fr.
GUYOT (Yves), ancien ministre. Sophismes socialistes et faits économiques. 1 vol. in-16. 1908........ 3 fr. 50.
LICHTENBERGER (A.). * Le Socialisme utopique, *étude sur quelques précurseurs du Socialisme.* 1 vol. in-16. 1898........ 3 fr. 50
— * Le Socialisme et la Révolution française. 1 vol. in-8. 1898........ 5 fr.
MATTER (P.). La Dissolution des Assemblées parlementaires, 1 vol. in-8. 1898.... 5 fr.
NOVICOW. La Politique internationale. 1 vol. in-8........ 7 fr.
PAUL LOUIS. L'Ouvrier devant l'État. Étude de la législation ouvrière dans les deux mondes. 1 vol. in-8. 1904........ 7 fr.
— Histoire du Mouvement syndical en France (1789-1906). 1 vol. in-16. 1907... 3 fr. 50
REINACH (Joseph), député. Pages républicaines. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50
— * La France et l'Italie devant l'Histoire. 1 vol. in-8........ 5 fr.
SPULLER (E.). * L'Éducation de la Démocratie. 1 vol. in-16. 1892........ 3 fr. 50
— L'Evolution politique et sociale de l'Église. 1 vol. in-12. 1893........ 3 fr. 50
* La Vie politique dans les Deux Mondes. Publiée sous la direction de M. A. VIALLATE, professeur à l'École des Sciences politiques, avec la collaboration de professeurs et d'anciens élèves de l'École des Sciences politiques.
1re année, 1906-1907. 1 fort vol. in-8. 1908........ 10 fr.
2e année, 1907-1908. 1 fort vol. in-8. 1909........ 10 fr.

PUBLICATIONS HISTORIQUES ILLUSTRÉES

* DE SAINT-LOUIS A TRIPOLI, PAR LE LAC TCHAD, par le lieutenant-colonel MONTEIL. 1 beau vol. in-8 colombier, précédé d'une préface de M. de Vogüé, de l'Académie française, illustrations de Riou. 1895. (*Ouvrage couronné par l'Académie française. Prix Montyon*), broché. 20 fr. — Relié amateur........ 28 fr.
* HISTOIRE ILLUSTRÉE DU SECOND EMPIRE, par Taxile DELORD. 6 vol. in-8, avec 500 gravures. Chaque vol. broché........ 8 fr.

MINISTRES ET HOMMES D'ÉTAT

H. VELSCHINGER, de l'Institut. — * Bismarck. 1 vol. in-16........ 2 fr. 50
H. LÉONARDON. — * Prim. 1 vol. in-16........ 2 fr. 50
M. COURCELLE. — * Disraëli. 1 vol. in-16........ 2 fr. 50
M. COURANT. — Okoubo. 1 vol. in-16, avec un portrait........ 2 fr. 50

PUBLICATIONS DIPLOMATIQUES

*RECUEIL DES INSTRUCTIONS

DONNÉES AUX AMBASSADEURS ET MINISTRES DE FRANCE

Depuis les Traités de Westphalie jusqu'à la Révolution française.

Publié sous les auspices de la Commission des archives diplomatiques au Ministère des Affaires étrangères.

Beaux vol. in-8 raisin, imprimés sur papier de Hollande, avec Introduction et notes.

I. — AUTRICHE, par M. Albert Sorel, de l'Académie française.................... *Épuisé*.
II. — SUÈDE, par M. A. Geoffroy, de l'Institut.................................... 20 fr.
III. — PORTUGAL, par le Vicomte de Caix de Saint-Aymour.......................... 20 fr.
IV et V. — POLOGNE, par M. Louis Farges, chef de bureau aux Archives du Ministère des affaires étrangères. 2 vol.. 30 fr.
VI. — ROME, par G. Hanotaux, de l'Académie française............................. 20 fr
VII. — BAVIÈRE, PALATINAT ET DEUX-PONTS, par M. André Lebon......................... 25 fr.
VIII et IX. — RUSSIE, par M. Alfred Rambaud, de l'Institut. 2 vol. Le 1er volume. 20 fr.
Le second volume.. 25 fr.
X. — NAPLES ET PARME, par M. Joseph Reinach, député................................ 20 fr.
XI. — ESPAGNE (1649-1750), par MM. Morel-Fatio, professeur au Collège de France, et Léonardon (tome I).. 20 fr.
XII et XII *bis*. — ESPAGNE (1750-1789) (tomes II et III), par les mêmes........... 40 fr.
XIII. — DANEMARK, par A. Geffroy, de l'Institut................................. 14 fr.
XIV et XV. — SAVOIE-SARDAIGNE-MANTOUE, par Horric de Beaucaire, ministre plénipotentiaire. 2 vol.. 40 fr.
XVI. — PRUSSE, par M. A. Waddington, professeur à l'Université de Lyon. 1 vol. (*Couronné par l'Institut.*).. 28 fr.

---

* INVENTAIRE ANALYTIQUE

DES ARCHIVES DU MINISTÈRE DES AFFAIRES ÉTRANGÈRES

Publié sous les auspices de la Commission des Archives diplomatiques.

Correspondance politique de MM. de CASTILLON et de MARILLAC, ambassadeurs de France en Angleterre (1527-1542), par M. Jean Kaulek, avec la collaboration de MM. Louis Farges et Germain Lefèvre-Pontalis. 1 vol. in-8 raisin...................... 15 fr.
Papiers de BARTHÉLEMY, ambassadeur de France en Suisse, de 1792 à 1797, par M. Jean Kaulek. 6 volumes in-8 raisin. I. Année 1792. 15 fr. — II. Janvier-août 1793. 15 fr. — III. — Septembre 1793 à mars 1794, 18 fr. — IV. Avril 1794 à février 1795, 20 fr. — V. Septembre 1794 à septembre 1796, 20 fr. — VI. Espagne. Échange de Madame Royale. 12 fr. Tome VI et dernier par M. Tausserat Radel (*sous presse*).
Correspondance politique de ODET DE SELVE, ambassadeur de France en Angleterre (1546-1549), par G. Lefèvre-Pontalis. 1 vol. in-8 raisin...................... 15 fr.
Correspondance politique de GUILLAUME PELLICIER, ambassadeur de France à Venise (1540-1542), par M. Alexandre Tausserat-Radel. 1 fort vol. in-8 raisin........... 40 fr.

Correspondance des Deys d'Alger avec la Cour de France (1759-1833), recueillie par Eug. Plantet. 2 vol. in-8 raisin.. 30 fr
Correspondance des Beys de Tunis et des Consuls de France avec la Cour (1577-1830), recueillie par Eugène Plantet. 3 vol. in-8. Tome I (1577-1700). *Épuisé*. — Tome II (1700-1770). 20 fr. — Tome III (1770-1830).................................... 20 fr.

Les Introducteurs des Ambassadeurs (1589-1900). 1 vol. in-4, avec figures dans le texte et planches hors texte.. 20 fr.

Histoire de la représentation diplomatique de la France auprès des cantons suisses, de leurs alliés et de leurs confédérés, publiée sous les auspices des archives fédérales suisses par E. Rott. Tome I. (1430-1559) 1 vol. gr. in-8. 12 fr. — Tome II. (1559-1610). 1 vol. gr. in-8, 15 fr. — Tome III (1610-1626). *L'affaire de la Valteline* (1re partie) (1620-1626) 1 vol, gr. in-8, 20 fr. — Tome IV. (1626-1635) (1re partie). — *L'affaire de la Valteline,* (2e partie) (1626-1633) 1 vol. gr. in-8.................. 15 fr.

PUBLICATIONS D'HISTOIRE DIPLOMATIQUE

PUBLICATIONS PÉRIODIQUES

*REVUE PHILOSOPHIQUE

DE LA FRANCE ET DE L'ÉTRANGER

Dirigée par TH. RIBOT, membre de l'Institut, professeur honoraire au Collège de France.
(35e année, 1910). — Paraît tous les mois.

Abonnement du 1er janvier : Un an : Paris, **30** fr. — Départements et étranger, **33** fr.
La livraison, **3** fr.

Les années écoulées, chacune **30** fr. et la livraison **3** fr.

REVUE DU MOIS

Directeur : **Émile BOREL**, professeur à la Sorbonne.
Secrétaire de la rédaction : A. BIANCONI, agrégé de l'Université.

Paraît le 10 de chaque mois depuis le 10 Janvier 1906
par livraisons de 128 pages grand in-8° (25 × 16)

Chaque année forme deux volumes de 750 à 800 pages chacun.

La Revue du Mois, qui est entrée en janvier 1910 dans sa cinquième année, suit avec attention dans toutes les parties du savoir le mouvement des idées. Rédigée par des spécialistes éminents, elle a pour objet de tenir sérieusement les esprits cultivés au courant de tous les progrès. Dans des articles de fonds aussi nombreux que variés, elle dégage les résultats les plus généraux et les plus intéressants de chaque ordre de recherches, ceux qu'on ne peut ni ne doit ignorer. Dans des notes plus courtes, elle fait place aux discussions, elle signale et critique les articles de Revues, les livres qui méritent intérêt.

Abonnement :

Un an :	Paris, **20** fr. —	Départements, **22** fr. —	Étranger, **25** fr.
Six mois :	— **10** fr. —	— **11** fr. —	— **12** fr. **50**.

La livraison, **2** fr. **25**.

Les abonnements partent du dix de chaque mois.

*Journal de Psychologie Normale et Pathologique

DIRIGÉE PAR LES DOCTEURS

Pierre JANET, Professeur au Collège de France. et **Georges DUMAS**, Professeur adjoint à la Sorbonne.

(7e année, 1910.) — Paraît tous les deux mois.

Abonnement du 1er janvier : France et Étranger, **14** fr. — La livraison, **2** fr. **60**

Le prix d'abonnement est de 12 fr. pour les abonnés de la Revue Philosophique.

*REVUE HISTORIQUE

Dirigée par MM. G. MONOD, de l'Institut, **et Ch. BÉMONT.**
(35e année, 1910.) — Paraît tous les deux mois.

Abonnement du 1er janvier : Un an : Paris, **30** fr. — Départements et étranger, **33** fr.
La livraison. **6** fr.

BIBLIOTHÈQUE SCIENTIFIQUE INTERNATIONALE

111 VOLUMES IN-8, CARTONNÉS A L'ANGLAISE; OUVRAGES A 6, 9 ET 12 FRANCS.

Derniers volumes parus :

CHARLTON BASTIAN. L'Évolution de la vie. 1 vol. in-8, illustré, avec figures dans le texte et 12 planches hors texte, traduction de l'anglais et avant-propos par H. DE VARIGNY.... 6 fr.

LOEB, professeur à l'Université Berkeley. * La dynamique des phénomènes de la vie. Traduit de l'allemand par MM. DAUDIN et SCHAEFFER, agrégés de l'Université, préface de M. le prof. A. GIARD, de l'Institut. 1 vol. avec fig.... 9 fr

VRIES (Hugo de). Espèces et Variétés, trad. de l'allemand par L. BLARINGHEM, chargé d'un cours à la Sorbonne, avec préface.... 12 fr.

PRÉCÉDEMMENT PARUS :

ANGOT (A.), directeur du Bureau météorologique. * Les Aurores polaires. 1 vol. in-8, avec figures.... 6 fr.

ARLOING, prof. à l'Ecole de médecine de Lyon. * Les Virus. 1 vol. in-8.... 6 fr.

BAGEHOT. * Lois scientifiques du développement des nations. 1 vol. in-8. 7e éd.... 6 fr.

BAIN. * L'Esprit et le Corps. 1 vol. in-8. 6e édition.... 6 fr.

BAIN (A.). * La Science de l'éducation. 1 vol. in-8. 9e édition.... 6 fr.

BALFOUR STEWART. * La Conservation de l'énergie, avec fig. 1 vol. in-8. 6e édit.... 6 fr.

BEAUNIS (H.). Les Sensations internes. 1 vol. in-8.... 6 fr.

BERNSTEIN. * Les Sens. 1 vol. in-8, avec 91 figures. 5e édition.... 6 fr.

BERTHELOT, de l'Institut. * La Synthèse chimique. 1 vol. in-8. 8e édition.... 6 fr.

— * La Révolution chimique, Lavoisier. 1 vol. in-8. 2e éd.... 6 fr.

BINET. * Les Altérations de la personnalité. 1 vol. in-8. 2e édition.... 6 fr.

BINET et FÉRE. * Le Magnétisme animal. 1 vol. in 8. 5e édition.... 6 fr.

BLASERNA et HELMHOLTZ. * Le Son et la Musique. 1 vol. in-8. 5e édition.... 6 fr.

BOURDEAU (L.). Histoire de l'habillement et de la parure. 1 vol. in-8.... 6 fr.

BRUCKE et HELMOLTZ. * Principes scientifiques des beaux-arts. 1 vol. in-8, avec 39 figures. 4e édition.... 6 fr.

BRUNACHE (P.). * Le Centre de l'Afrique. Autour du Tchad. 1 vol. in-8, avec figures.... 6 fr.

CANDOLLE (de). * L'Origine des plantes cultivées. 1 vol. in-8. 4e édition.... 6 fr.

CARTAILHAC (E.). La France préhistorique, d'après les sépultures et les monuments. 1 vol. in-8, avec 162 figures. 2e édition.... 6 fr.

CHARLTON BASTIAN. * Le Cerveau, organe de la pensée chez l'homme et chez les animaux. 2 vol. in-8, avec figures. 2e édition.... 12 fr.

COLAJANNI (N.). * Latins et Anglo-Saxons. 1 vol. in-8.... 9 fr.

CONSTANTIN (Capitaine). Le rôle sociologique de la guerre et le sentiment national. Suivi de la traduction de *La guerre, moyen de sélection collective*, par le Dr STEINMETZ. 1 vol in-8.... 6 fr.

COOKE et BERKELEY. * Les Champignons. 1 vol. in-8, avec figures. 4e édition.... 6 fr.

COSTANTIN (J.), prof. au Muséum. * Les végétaux et les Milieux cosmiques (adaptation, évolution). 1 vol. in-8, avec 171 gravures.... 6 fr.

— * La Nature tropicale. 1 vol. in-8, avec gravures.... 6 fr.

— * Le Transformisme appliqué à l'agriculture. 1 vol. in-8, avec 105 gravures... 6 fr.

DAUBRÉE, de l'Institut. Les Régions invisibles du globe et des espaces célestes. 1 vol. in-8, avec 85 fig. dans le texte. 2e édition.... 6 fr

DEMENY (G.). * Les bases scientifiques de l'éducation physique. 1 vol. in-8, avec 198 gravures. 4e édition.... 6 fr.

— Mécanisme et éducation des mouvements. 1 vol. in-8, avec 565 gravures. 2e édit. 9 fr.

DEMOOR, MASSART et VANDERVELDE. * L'évolution régressive en biologie et en sociologie. 1 vol. in-8, avec gravures.... 6 fr.

DRAPER. Les Conflits de la science et de la religion. 1 vol. in-8. 12e édition.... 6 fr.

DREYFUS. * Évolution des mondes et des sociétés. 1 vol. in-8.... 6 fr.

DUMONT (L.). * Théorie scientifique de la sensibilité. 1 vol. in-8. 4e édition.... 6 fr.

FUCHS. * Les Volcans et les Tremblements de terre. 1 vol. in-8, avec figures et une carte en couleurs. 5e édition.... 6 fr.

GELLÉ (E.-M.). * L'audition et ses organes. 1 vol. in-8, avec gravures.... 6 fr.

GRASSET (J.), prof. à la Faculté de médecine de Montpellier. — Les Maladies de

GUIGNET et GARNIER. * La Céramique ancienne et moderne. 1 vol., avec gravures... 6 fr.
HERBERT SPENCER. * Les Bases de la morale évolutionniste. 1 vol. in-8. 6e édit.... 6 fr.
— * La Science sociale. 1 vol. in-8. 14e édition... 6 fr.
HUXLEY. * L'Écrevisse, introduction à l'étude de la Zoologie. 1 vol. in-8, avec figures, 2e édition... 6 fr.
JACCARD, professeur à l'Académie de Neuchâtel (Suisse). * Le pétrole, le bitume et l'asphalte au point de vue géologique. 1 vol. in-8, avec figures... 6 fr.
JAVAL (E.), de l'Académie de médecine. * Physiologie de la lecture et de l'écriture. 1 vol. in-8. avec 96 gravures. 2e édition... 6 fr.
LAGRANGE (F.). * Physiologie des exercices du corps. 1 vol. in-8. 7e édition..... 6 fr.
LALOY (L.). * Parasitisme et mutualisme dans la nature. Préface du Prof. A. Giard, de l'Institut. 1 vol. in-8, avec 82 gravures... 6 fr.
LANESSAN (DE). * Introduction à l'Étude de la botanique (*le Sapin*). 1 vol. in-8. 2e édition, avec 143 figures... 6 fr.
— * Principes de colonisation. 1 vol. in-8... 6 fr.
LE DANTEC, chargé de cours à la Sorbonne. — * Théorie nouvelle de la vie. 4e édit. 1 vol. in-8, avec figures... 6 fr.
— L'évolution individuelle et l'hérédité. 1 vol. in-8... 6 fr.
— Les lois naturelles. 1 vol. in-8, avec gravures... 6 fr.
LUBBOCK (SIR JOHN). * Les Sens et l'instinct chez les animaux, principalement chez les insectes. 1 vol. in-8. avec 150 figures... 6 fr.
MALMÉJAC (F.). L'eau dans l'alimentation. 1 vol. in-8, avec fig... 6 fr.
MANTEGAZZA. La Physionomie et l'Expression des sentiments. 1 vol. in-8, avec planches hors texte. 3e édit... 6 fr.
MAUDSLEY. * Le Crime et la Folie. 1 vol. in-8. 7e édition... 6 fr.
MEUNIER (Stan.), professeur au Muséum. — * La Géologie comparée. 1 vol. in-8, avec gravures. 2e édition... 6 fr.
— * La géologie générale. 1 vol. in-8, avec gravures. 2e édit... 6 fr.
— * La Géologie expérimentale. 1 vol. in-8, avec gravures. 2e édit... 6 fr.
MEYER (de). * Les Organes de la parole et leur emploi pour la formation des sons du langage. 1 vol. in-8, avec 51 gravures... 6 fr.
MORTILLET (G. de). * Formation de la Nation française. 2e édit. 1 vol. in-8, avec 150 gravures et 18 cartes... 6 fr.
MOSSO (A.), professeur à l'Univ. de Turin. * Les exercices physiques et le développement intellectuel. 1 vol. in-8... 6 fr.
NIEWENGLOWSKI (H.). * La photographie et la photochimie. 1 vol. in-8, avec gravures et une planche hors texte... 6 fr.
NORMAN LOCKYER. * L'Évolution inorganique. 1 vol. in-8 avec gravures... 6 fr.
PERRIER (Edm.), de l'Institut. La Philosophie zoologique avant Darwin. 1 vol. in-8. 3e édition... 6 fr.
PETTIGREW. * La Locomotion chez les animaux, marche, natation et vol. 1 vol. in-8, avec figures. 2e édition... 6 fr.
QUATREFAGES (DE), de l'Institut. * L'Espèce humaine. 1 vol. in-8. 13e édit... 6 fr.
— * Darwin et ses précurseurs français. 1 vol. in-8. 2e édit. refondue... 6 fr.
— * Les Émules de Darwin. 2 vol. in-8, avec préfaces de MM. Ed. Perrier et Hamy. 12 fr.
RICHET (Ch.), professeur à la Faculté de médecine de Paris. La Chaleur animale. 1 vol. in-8, avec figures... 6 fr.
ROCHÉ (G.). * La Culture des Mers (piscifacture, pisciculture, ostréiculture). 1 vol in-8, avec 81 gravures... 6 fr.
ROMANES. * L'intelligence des animaux. 2 vol. in-8. 3e édition... 12 fr.
ROOD. * Théorie scientifique des couleurs. 1 vol. in-8, avec figures et une planche en couleurs hors texte. 2e édition... 6 fr.
SCHMIDT (O.). * Les Mammifères dans leurs rapports avec leurs ancêtres géologiques. 1 vol. in-8, avec 51 figures... 6 fr.
SCHUTZENBERGER, de l'Institut. * Les Fermentations. 1 vol. in-8. 6e édition... 6 fr.
SECCHI (le Père). * Les Étoiles. 2 vol. in-8, avec fig. et pl. 3e édition... 12 fr.
STALLO. * La Matière et la Physique moderne. 1 vol. in-8. 3e édition... 6 fr.
STARCKE. * La Famille primitive. 1 vol. in-8... 6 fr.
SULLY (JAMES). * Les Illusions des sens et de l'esprit. 1 vol. in-8. 3e édition... 6 fr.
THURSTON (R.). * Histoire de la machine à vapeur, 2 vol. in-8, avec 140 figures et 16 planches hors texte. 3e édition... 12 fr.
TOPINARD. L'Homme dans la Nature. 1 vol. in-8, avec figures... 6 fr.
TROUESSART, prof. au Muséum. * Les Microbes, les Ferments et les Moisissures. 1 vol. in-8, 2e édit., avec 107 figures... 6 fr.
TYNDALL (J.). * Les Glaciers et les Transformations de l'eau, avec figures. 1 vol. in-8, 7e édition... 6 fr.
VAN BENEDEN. * Les Commensaux et les Parasites dans le règne animal. 1 vol. in-8, avec figures. 4e édition... 6 fr.
WHITNEY. * La Vie du Langage. 1 vol. in-8. 4e édition... 6 fr.

PUBLICATIONS

HISTORIQUES, PHILOSOPHIQUES ET SCIENTIFIQUES

qui ne se trouvent pas dans les collections précédentes.

Volumes parus en 1909 :

ARDASCHEFF (P.), professeur d'histoire à l'Université de Kiew. * **Les intendants de province sous Louis XVI.** Traduit du russe par L. Jousserandot, sous-bibliothécaire à l'Université de Lille. 1 vol. grand in-8. (*Cour. par l'Acad. Impér. de St-Pétersbourg*). 10 fr.

COTTIN (Cte P.), ancien député. **Un livre pour le XXe siècle.** *Cathéchisme social et politique.* 1 vol. in-16... 3 fr. 50

DAVILLÉ (L.), docteur ès lettres. **Les prétentions de Charles III, duc de Lorraine, à la couronne de France.** 1 vol. grand in-8... 6 fr. 50

FOUCHER DE CAREIL (Cte). **Descartes,** *la Princesse Elisabeth et la Reine Christine,* d'après des lettres inédites. Nouvelle édit. 1 vol. in-8... 4 fr.

GREEF (G. de), prof. à l'Université Nouvelle de Bruxelles. **La structure générale des Sociétés.** Tome I. *La loi de limitation.* 1 vol. grand in-8. 5 fr. — Tome II. *Théorie des frontières et des classes.* I. 1908. 1 vol. grand in-8. 5 fr. — Tome III. *Théorie des frontières et des classes.* II. 1908. 1 vol. grand in-8... 5 fr.

— **Précis de sociologie.** 1 vol. in-8... 6 fr.

LACAZE-DUTHIERS (G. de). *L'art et la vie.* **Le culte de l'idéal ou l'artistocratie.** 1 vol. in-8... 7 fr. 50

LANESSAN (J.-L. de), ancien ministre de la Marine. **Le bilan de notre marine.** 1 vol. in-16... 3 fr. 50

LAVOLLÉE (R.), docteur ès lettres. **Les Fléaux nationaux.** *Dépopulation, pornographie, alcoolisme, affaissement moral.* 1 vol. in-16. (*Couronné par l'Académie française.*) 3 fr. 50

LÉON (A.), docteur ès lettres. **Les éléments cartésiens de la doctrine spinoziste sur les rapports de la pensée et de son objet.** 1 vol. grand in-8... 6 fr.

LUQUET (G.-H.), agrégé de philosophie. **Éléments de logique formelle.** Br. in-8. 1 fr. 50

MAJEWSKI (E. de). **La science de la civilisation.** 1 vol. in-8... 6 fr.

MARTIN (W.). **La situation du catholicisme à Genève (1815-1907).** *Étude de droit et d'histoire.* 1 vol. in-16... 3 fr. 50

MAUGÉ (F.), docteur ès lettres. **Le rationalisme comme hypothèse méthodologique.** 1 vol. grand in-8... 10 fr.

PALHORIÈS (F.), docteur ès lettres. **La théorie idéologique de Galuppi dans ses rapports avec la philosophie de Kant.** 1 vol. in-8... 4 fr. (Voir p. 14).

PILASTRE (E.). **La religion au temps du duc de St-Simon,** d'après ses écrits rapprochés de documents anciens ou récents, avec une introduction et des notes. 1 vol. in-8... 6 fr.

PITOLLET (C.), agrégé d'espagnol, docteur ès lettres. **La querelle caldéronienne de Johan Nikolas Böhl von Faber et José Joaquin de Mora,** reconstituée d'après des documents originaux. 1 vol. in-8... 15 fr.

— **Contributions à l'étude de l'hispanisme de G.-E. Lessing.** 1 vol. in-8... 15 fr.

PRADINES (M.), docteur ès lettres, professeur agrégé de philosophie au lycée de Bordeaux. **Critique des conditions de l'action.**

Tome I. *L'Erreur morale établie par l'histoire et l'évolution des systèmes.* 1 vol. in-8... 10 fr.

Tome II. *Principes de toute philosophie de l'action.* 1 vol. in-8... 5 fr.

PUECH (J.-L.), docteur en droit. **Le Proudhonisme dans l'Association internationale des travailleurs,** préface de Ch. Andler, professeur à la Faculté des lettres de Paris. 1 vol. grand in-8... 6 fr.

REYMOND (A.). **Logique et mathématiques.** *Essai historique et critique sur le nombre infini.* 1 vol. in-8... 5 fr.

ROSSIER (E.). **Profils de Reines.** *Isabelle de Castille, Catherine de Médicis, Elisabeth d'Angleterre, Anne d'Autriche, Marie-Thérèse, Catherine II, Louise de Prusse, Victoria.* Préface de G. Monod, de l'Institut. 1 vol. in-16... 3 fr. 50

TOURTOULON (G. de), professeur à l'Université de Lausanne. **Les principes philosophiques de l'histoire du droit.** T. I. *Les transformations du droit.* 1 vol. in-8... 5 fr.

VERMALE (F.) et BLANCHOZ (S.-C.). **Procès-verbaux de l'Assemblée générale et de la Commission provisoire d'administration des Allobroges** (*Documents pour l'Histoire de la Révolution en Savoie*). Tome I. 1 vol. in-8. 3 fr. 50. — Tome II. 1 vol. in-8... 3 fr.

VERMALE (F.) et ROCHET (A.). **Registre des délibérations du Comité révolutionnaire**

Précédemment parus :

ALAUX. Philosophie morale et politique. 1 vol. in-8. 1893.................... 7 fr. 50
— Théorie de l'âme humaine. 1 vol. in-8. 1895.................................. 10 fr.
— Dieu et le Monde. *Essai de philosophie première* 1901. 1 vol. in-12.......... 2 fr. 50
AMIABLE (Louis). Une loge maçonnique d'avant 1789. 1 vol. in-8.................. 6 fr.
ANDRÉ (L.), docteur ès lettres. Michel Le Tellier et l'organisation de l'armée monarchique. 1 vol. in-8 (*couronné par l'Institut*). 1906................................ 14 fr.
— Deux mémoires inédits de Claude Le Pelletier. 1 vol. in-8. 1906.............. 3 fr. 50
ARMINJON (P.), prof. à l'Ecole Khédiviale de Droit du Caire. L'enseignement, la doctrine et la vie dans les universités musulmanes d'Égypte. 1 vol. in-8. 1907......... 6 fr. 50
ARRÉAT. Une Éducation intellectuelle. 1 vol. in-18.............................. 2 fr. 50
— Journal d'un philosophe. 1 vol. in-18. 3 fr. 50 (Voy. p. 2 et 6).
* Autour du monde, par les Boursiers de voyage de l'Université de Paris. (*Fondation Albert Kahn*). 1 vol. gr. in-8. 1904... 10 fr.
ASLAN (G.). La Morale selon Guyau 1 vol. in-16. 1906............................. 2 fr.
— Le jugement chez Aristote. Br. in-18. 1908...................................... 1 fr.
ATGER (F.). Histoire des doctrines du Contrat social. 1 vol. in-8. 1906........... 8 fr.
BACHA (E.). Le Génie de Tacite. 1 vol. in-18...................................... 4 fr.
BELLANGER (A.), docteur ès lettres. Les concepts de cause et l'activité intentionnelle de l'esprit. 1 vol. in-8. 1905... 5 fr.
BÉMONT (Ch.), et MONOD (G.). — Histoire de l'Europe au Moyen âge (395-1270). Nouvelle édit. 1 vol. in-18, avec grav. et cartes en couleurs.......................... 5 fr.
BENOIST-HANAPPIER (L.), maître de conférences à l'Université de Nancy. Le drame naturaliste en Allemagne. 1 vol. in-8. 1905. *Couronné par l'Académie française.* 7 fr. 50
BERTON (H.), docteur en droit. L'Évolution constitutionnelle du second Empire. Doctrines, textes, histoire. 1 fort vol. in-8. 1900.. 12 fr.
BOURDEAU (Louis). Théorie des sciences. 2 vol. in-8.............................. 20 fr.
— La Conquête du monde animal. 1 vol. in-8.. 5 fr.
— La Conquête du monde végétal. 1 vol. in-8. 1893................................. 5 fr.
— L'Histoire et les historiens. 1 vol. in-8...................................... 7 fr. 50
— * Histoire de l'alimentation. 1894. 1 vol. in-8.................................. 5 fr.
BOURDIN. Le Vivarais, essai de géographie régionale, 1 vol. in-8. (Ann. de l'Univ. de Lyon). 6 fr.
BOURGEOIS (E.). Lettres intimes de J.-M. Alberoni adressées au comte J. Rocca. 1 vol. in-8. (Ann. de l'Univ. de Lyon).. 10 fr.
BOUTROUX (Em).), de l'Institut. * De l'Idée de la loi naturelle. In-8. 2 fr. 50 (Voir p. 2 et 6)
BRANDON-SALVADOR (Mme). A travers les moissons. *Ancien Testament. Talmud. Apocryphes. Poètes et moralistes juifs du moyen âge.* 1 vol. in-16. 1903.............. 4 fr.
BRASSEUR. La question sociale. 1 vol. in-8. 1900................................. 7 fr. 50
— Psychologie de la force. 1 vol. in-8. 1907..................................... 3 fr. 50
BROOKS ADAMS. Loi de la civilisation et de la décadence. 1 vol. in-8.............. 7 fr. 50
BROUSSEAU (K.). Éducation des nègres aux États-Unis. 1 vol. in-8.................. 7 fr. 50
BUCHER (Karl). Études d'histoire et d'économie politique. 1 vol. in-8. 1901....... 6 fr.
BUDÉ (E. de). Les Bonaparte en Suisse. 1 vol. in-12. 1905........................ 3 fr. 50
BUNGE (C.-O.). Psychologie individuelle et sociale. 1 vol. in-16. 1904............ 3 fr.
CANTON (G.). Napoléon antimilitariste. 1902. 1 vol. in-16......................... 3 fr. 50
CARDON (G.), docteur ès lettres. * La Fondation de l'Université de Douai. 1 vol. in-8. 10 fr.
CAUDRILLIER (G.), docteur ès lettres, inspecteur d'Académie. La trahison de Pichegru et les intrigues royalistes dans l'Est avant fructidor. 1 vol. gr. in-8. 1908. ..... 7 fr. 50
CHARRIAUT (H.). Après la séparation. *L'avenir des églises.* 1 vol. in-12. 1905. 3 fr. 50
CLAMAGERAN. La Réaction économique et la démocratie. 1 vol. in-18................ 1 fr. 25
— La lutte contre le mal. 1 vol. in-18. 1897...................................... 3 fr. 50
— Études politiques, économiques et administratives. 1 vol. in-8................. 10 fr.
— Philosophie religieuse. *Art et voyages.* 1 vol. in-12. 1904.................... 3 fr. 50
— Correspondance (1849-1902). 1 vol. gr. in-8. 1905............................... 10 fr.
COLLIGNON (A.). Diderot. *Sa vie, ses œuvres, sa correspondance.* 2e édit. 1907. 1 vol. in-12.. 3 fr. 50
COMBARIEU (J.), chargé de cours au Collège de France. * Les rapports de la musique et de la poésie. 1 vol. in-8. 1893... 7 fr. 50
Ier Congrès de l'Éducation sociale, Paris 1900. 1 vol. in-8. 1901.................. 10 fr.
IVe Congrès international de Psychologie, Paris 1900. 1 vol. in-8................ 20 fr.
COSTE. Économie polit. et physiol. sociale. 1 vol. in-18. (V. p. 3 et 7)........... 3 fr. 50
COTTIN (Cte P.), ancien député. Positivisme et anarchie. Agnostiques français. *Auguste Comte, Littré, Taine.* 1 vol. in-16. 1908.................................. 2 fr. (V. p. 26)
COUBERTIN (P. de). La gymnastique utilitaire. 2e édit. 1 vol. in-12.............. 2 fr. 50
DANTU (G.), docteur ès lettres. Opinions et critiques d'Aristophane sur le mouvement politique et intellectuel à Athènes. 1 vol. gr. in-8. 1907........................ 3 fr.
— L'éducation d'après Platon. 1 vol. gr. in-8. 1907............................... 6 fr.
DANY (G.), docteur en droit. * Les Idées politiques en Pologne à la fin du XVIIIe siècle. *La Constitution du 3 mai 1793.* 1 vol. in-8. 1901.......................... 6 fr.

DAURIAC. **Croyance et réalité.** 1 vol. in-18. 1889........................... 3 fr. 50
DEFOURNY (M.). **La sociologie positiviste.** *Auguste Comte.* 1 vol. in-8. 1902....... 6 fr.
DERAISMES (Mlle Maria). **Œuvres complètes.** 4 vol. in-8. Chacun.............. 3 fr. 50
DEROCQUIGNY (J.). **Charles Lamb.** *Sa vie et ses œuvres.* In-8. (Trav. de l'Univ. de Lille). 12 fr.
DESCHAMPS. **Principes de morale sociale.** 1 vol. in-8. 1903.................. 3 fr. 50
DICRAN-ASLANIAN. **Les principes de l'évolution sociale.** 1 vol. in-8. 2e édition. 1909. 5 fr.
DOLLOT (R.), docteur en droit. **Les origines de la neutralité de la Belgique** (1609-1830). 1 vol. in-8. 1902.. 10 fr.
DUBUC (P.), doct. ès lettres, ***Essai sur la méthode de la métaphysique.** 1 vol. in-8.. 5 fr.
DUGAS (L.), docteur ès lettres. ***L'amitié antique.** 1 vol. in-8.............. 7 fr. 50
DUNAN, docteur ès lettres. ***Sur les formes a priori de la sensibilité.** 1 vol. in-8.. 5 fr.
DUPUY (Paul). **Les fondements de la morale.** 1 vol. in-8. 1900............. 5 fr.
— **Méthodes et concepts.** 1 vol. in-8. 1903..................................... 5 fr.
* **Entre Camarades**, par les anciens élèves de l'Université de Paris. *Histoire, littérature, philologie, philosophie.* 1901. 1 vol. in-8.................................... 10 fr.
ESPINAS (A.), de l'Institut. ***Les Origines de la technologie.** 1 vol. in-8........... 5 fr.
FABRE (P.). **Le Polyptique du chanoine Benoît.** In-8. (Trav. de l'Univ. de Lille)... 3 fr. 50
FERRÈRE (F.). **La situation religieuse de l'Afrique romaine depuis la fin du IVe siècle jusqu'à l'invasion des Vandales.** 1 vol. in-8. 1898........................... 7 fr. 50
Fondation universitaire de Belleville (La). Ch. Gide. *Travail intellectuel et travail manuel*: J. Bardoux. *Premiers efforts et première année.* 1 vol. in-16................. 1 fr. 50
GELEY (G.). **Les preuves du transformisme.** 1 vol. in-8. 1901.................. 6 fr.
GILLET (M.). **Fondement intellectuel de la morale.** 1 vol. in-8.................. 3 fr. 75
GIRAUD-TEULON. **Les origines de la papauté.** 1 vol. in-12. 1905................ 2 fr.
GOURD, prof. Univ. de Genève. **Le Phénomène.** 1 vol. in-8...................... 7 fr. 50
GREEF (Guillaume de). **L'évolution des croyances et des doctrines politiques.** 1 vol. in-12. 1895. 4 fr. (V. p. 3, 8 et 26.)
GRIVEAU (M.). **Les Éléments du beau.** 1 vol. in-18............................ 4 fr. 50
— **La Sphère de beauté**, 1901. 1 vol. in-8...................................... 10 fr.
GUEX (F.), professeur à l'Université de Lausanne. **Histoire de l'Instruction et de l'Éducation.** 1 vol. in-8 avec gravures. 1906..................................... 6 fr.
GUYAU. **Vers d'un philosophe.** 1 vol. in-18. 6e édit............................ 3 fr. 50
HALLEUX (J.). **L'Évolutionnisme en morale** (*H. Spencer*). 1 vol. in-12............ 3 fr. 50
HALOT (C.). **L'Extrême-Orient.** 1 vol. in-16, 1905................................ 4 fr.
HARTENBERG (Dr P.). **Sensations païennes.** 1 vol. in-16. 1907................... 3 fr.
HOCQUART (E.). **L'Art de juger le caractère des hommes par leur écriture**, préface de J. Crépieux-Jamin. Br. in-8. 1898.. 1 fr.
HOFFDING (H.), prof. à l'Université de Copenhague. * Morale. *Essai sur les principes théoriques et leur application aux circonstances particulières de la vie*, trad. de la 2e édit. allemande par L. Poitevin, prof. au Collège de Nantua. 2e édit. 1 vol. in-8. 1907 10 fr.
HORVATH, KARDOS et ENDRODI. ***Histoire de la littérature hongroise**, adapté du hongrois par J. Kont. Gr. in-8. avec grav. 1900................................ 10 fr.
ICARD. **Paradoxes ou vérités.** 1 vol. in-12. 1895................................. 3 fr. 50
JAMES (W.). **L'Expérience religieuse**, traduit par F. Abauzit, agrégé de philosophie. 1 vol. in-8. 2e édit. 1908. (*Cour. par l'Acad. française*)........................ 10 fr.
— * **Causeries pédagogiques**, trad. par L. Pidoux, préface de M. Payot, recteur de l'Académie d'Aix. 2e édition augmentée. 1 vol. in-16. 1909........................ 2 fr. 50
JANSSENS (E.). **Le néo-criticisme de Ch. Renouvier.** 1 vol. in-16. 1904......... 3 fr. 50
— **La philosophie et l'apologétique de Pascal.** 1 vol. in-16........................ 4 fr.
JOURDY (Général). **L'instruction de l'armée française**, de 1815 à 1902. 1 vol. in-16. 1903. 3 fr. 50
JOYAU. **Essai sur la liberté morale.** 1 vol. in-18.................................. 3 fr. 50
KARPPE (S.), docteur ès lettres. **Les origines et la nature du Zohar**, précédé d'une *Étude sur l'histoire de la Kabbale.* 1901. 1 vol. in-8................................ 7 fr. 50
KAUFMANN. **La cause finale et son importance.** 1 vol. in-12.................... 2 fr. 50
KEIM (A.). **Notes de la main d'Helvétius**, publiées d'après un manuscrit inédit avec une introduction et des commentaires. 1 vol. in-8. 1907................................ 3 fr.
KINGSFORD (A.) et MAITLAND (E.). **La Voie parfaite ou le Christ ésotérique**, précédé d'une préface d'Édouard Schuré. 1 vol. in-8. 1892................................ 6 fr.
KOSTYLEFF (N.). **Évolution dans l'histoire de la philosophie.** 1 vol. in-16....... 2 fr. 50
— **Les substituts de l'âme dans la psychologie moderne.** 1 vol. in-8............ 4 fr.
LABROUE (H.), prof. agrégé d'histoire au lycée de Bordeaux. **Le conventionnel Pinet**, d'après ses mémoires inédits. Broch. in-8. 1907.................................. 3 fr.
— **Le Club Jacobin de Toulon** (1790-1796). Broch. gr. in-8. 1907................. 2 fr.
LACOMBE (Cl de). **La maladie contemporaine.** *Examen des principaux problèmes sociaux au point de vue positiviste.* 1 vol. in-8. 1906................................ 3 fr. 50
LALANDE (A.), maître de conférences à la Sorbonne. ***Précis raisonné de morale pratique** par questions et réponses. 1 vol. in-16. 2e édit. 1909............................ 1 fr.
LANESSAN (de), ancien ministre de la Marine. **Le Programme maritime de 1900-1906.** 1 vol. in-12. 2e édit. 1903... 3 fr. 50
— ***L'éducation de la femme moderne.** 1 vol. in-16. 1907. 3 fr. 50 (V. p. 9, 15, 17, 25 et 26.)
LASSERRE (A.). La participation collective

LASSERRE (E.). Les délinquants passionnels et le criminaliste Impallomeni, 1908. 1 vol. in-16........ 2 fr.
LAVELEYE (Em. de). De l'avenir des peuples catholiques. Br. in-8........ 0 fr. 25
LAZARD (R.). Michel Goudchaux (1797-1862), ministre des Finances en 1848. Son œuvre et sa vie politique. 1 vol. gr. in-8. 1907........ 10 fr.
LECLÈRE (A.), professeur à l'Université de Berne. * La morale rationnelle dans ses relations avec la philosophie générale. 1 vol. in-8. 1908........ 7 fr. 50
LEFEVRE G. * Les Variations de Guillaume de Champeaux et la Question des Universaux. Étude suivie de documents originaux. 1898. 1 vol. in-8. (Trav. de l'Univ. de Lille). 3 fr.
LEMAIRE (P.). Le cartésianisme chez les Bénédictins. 1 vol. in-8........ 6 fr. 50
LETAINTURIER (J.). Le socialisme devant le bon sens. 1 vol. in-18........ 1 fr. 50
LEVY (L.-G.), docteur ès lettres. La famille dans l'antiquité israélite. 1 vol. in-8. 1905. (*Couronné par l'Académie française*)........ 5 fr.
LÉVY-SCHNEIDER (L.), professeur à l'Université de Lyon. Le conventionnel Jean-Bon Saint-André (1749-1813). 1901. 2 vol. in-8........ 15 fr.
LICHTENBERGER (A.). Le socialisme au XVIII[e] siècle. 1 vol. in-8........ 7 fr. 50
MABILLEAU (L.). Histoire de la philosophie atomistique. 1 vol. in-8. 1895........ 12 fr.
MAGNIN (E.). L'art et l'hypnose. 1 vol. gr. in-8 avec grav. et pl. cart. 1906........ 20 fr.
MAINDRON (Ernest). * L'Académie des Sciences. 1 vol. in-8 cavalier, avec 53 grav., portraits, plans, 8 pl. hors texte et 2 autographes........ 6 fr.
MANDOUL (J.). Un homme d'État italien : Joseph de Maistre. 1 vol. in-8........ 8 fr.
MARIÉTAN (J.). La classification des sciences, d'Aristote à saint Thomas. 1 vol. in-8. 1901........ 3 fr.
MATAGRIN. L'esthétique de Lotze. 1 vol. in-12. 1900........ 2 fr.
MERCIER (Mgr). Les origines de la psychologie contemporaine. In-12. 2[e] édit.. 3 fr. 50
* Méthode dans les sciences (De la) par MM. P.-F. THOMAS, docteur ès lettres, professeur de philosophie au lycée Hoche — Émile PICARD, de l'Institut. — P. TANNERY, de l'Institut. — PAINLEVÉ, de l'Institut. — BOUASSE, professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse. — JOB, professeur au Conservatoire des Arts et Métiers. — GIARD, de l'Institut. — LE DANTEC, chargé de cours à la Sorbonne. — Pierre DELBET, professeur à la Faculté de médecine de Paris. — TH. RIBOT, de l'Institut. — E. DURKHEIM, professeur à la Sorbonne. — LÉVY-BRUHL, professeur à la Sorbonne. — G. MONOD, de l'Institut. 1 vol. in-16. 2[e] édit. 1910........ 3 fr. 50
MILHAUD (G.), professeur à la Sorbonne. * Le positivisme et le progrès de l'esprit. 1 vol. in-16. 1902........ 2 fr. 50
MODESTOV (B.). * Introduction à l'Histoire romaine. *L'ethnologie préhistorique, les influences civilisatrices à l'époque préromaine et les commencements de Rome*, traduit du russe par MICHEL DELINES. Avant-propos de M. Salomon Reinach, avec 39 planches hors texte et 27 figures dans le texte. 1907........ 15 fr.
MONNIER (Marcel). * Le drame chinois (juillet-août 1900). 1 vol. in-16. 1900 ... 2 fr. 50
MORIN (JEAN), archéologue. Archéologie de la Gaule et des pays circonvoisins *depuis les origines jusqu'à Charlemagne*, suivie d'une description raisonnée de la collection Morin. 1 vol. in-8 avec 74 fig. dans le texte et 26 pl. hors texte........ 6 fr.
NEPLUYEFF (N. de). La confrérie ouvrière et ses écoles. 1 vol. in-12........ 2 fr.
NODET (V.). Les agnoscies, la cécité psychique. 1 vol. in-8. 1899........ 4 fr.
NORMAND (Ch.), docteur ès lettres, prof. au lycée Condorcet. * La Bourgeoisie française au XVII[e] siècle. *La vie publique. Les idées et les actions politiques*. (1604-1661). Études sociales. 1 vol. gr. in-8, avec 8 pl. hors texte. 1907........ 12 fr.
NOVICOW (J.). La Question d'Alsace-Lorraine. 1 broch. in-8........ 1 fr.
— La Fédération de l'Europe. 1 vol. in-16. 2[e] édit. 1901........ 3 fr. 50
— L'affranchissement de la femme. 1 vol. in-16. 1903..... 3 fr. (V. p. 4, 6, 10, 15 et 19.)
PARIS (Comte de). Les Associations ouvrières en Angleterre. (Trades-unions). 1 vol. in-18. 7[e] édit. 1 fr. — Édition sur papier fort........ 2 fr. 50
PARISET (G.), professeur à l'Université de Nancy. La Revue germanique de Dollfus et Nefftzer. Br. in-8. 1906........ 2 fr.
PAUL-BONCOUR (J.). Le fédéralisme économique, préf. de WALDECK-ROUSSEAU. 1 vol. in-8. 2[e] édit. 1901........ 6 fr.
PAULHAN (Fr.). Le Nouveau mysticisme. 1 vol. in-18...... 2 fr. 50 (Voir p. 2, 4 et 10).
PELLETAN (Eugène). * La naissance d'une ville (Royan). 1 vol. in-18........ 2 fr.
— * Jarousseau, le pasteur du désert. nouv. édit. 1 vol. in-18. 1907........ 2 fr.
— * Un Roi philosophe. *Frédéric le Grand*. 1 vol. in-18........ 3 fr. 50
— Droits de l'homme. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50
— Profession de foi du XIX[e] siècle. 1 vol. in-16........ 3 fr. 50
PENJON (A.). Pensée et Réalité, de A. SPIR, trad. de l'allem. In-8. (Trav. de l'Univ. de Lille)........ 2 fr. 50
— L'Énigme sociale. 1902. 1 vol. in-8. (Travaux de l'Université de Lille)........ 2 fr. 50
PINLOCHE (A.). * Principales Œuvres de Herbart. 1 vol. in-8. (Trav. de l'Univ. de Lille). 7 fr. 50
PÉREZ (Bernard). Mes deux chats. 1 vol. in-12. 2[e] édition........ 1 fr. 50
— Jacotot et sa Méthode d'émancipation intellectuelle 1 vol. in-18........ 3 fr.
— Dictionnaire abrégé de philosophie. 1893. 1 vol. in-12. 1 fr. 50. (V. p. 10.)
PHILBERT (Louis). Le Rire. 1 vol. in-8. (Cour. par l'Académie française.)........ 7 fr. 50

PIAT (C.). L'Intellect actif. 1 vol. in-8.. 4 fr
— L'Idée ou critique du Kantisme. 2e édition. 1901. 1 vol. in-8........................ 6 fr.
— De la croyance en Dieu. 1 vol in-18. 2e édit. 1909......... 3 fr. 50 (Voir p. 6, 10 et 14).
PICARD (Ch.). Sémites et Aryens. 1 vol. in-18. 1893.............................. 1 fr. 50
PICTET (Raoul). Étude critique du matérialisme et du spiritualisme par la physique expérimentale. 1 vol. gr. in-8.. 10 fr.
PILASTRE (E.). Vie et caractère de Mme de Maintenon, d'après les œuvres du duc de Saint-Simon et des documents anciens et récents, avec une introduction et des notes. 1 vol. in-8, avec portraits, vues et autographe. 1907 .... 5 fr. (V. p. 26).
PINLOCHE (A.), professeur honoraire de l'Université de Lille. * Pestalozzi et l'éducation populaire moderne. 1 vol. in-16. 1902. (*Cour. par l'Institut.*).................. 2 fr. 50
POEY. Littré et Auguste Comte. 1 vol. in-18....................................... 3 fr. 50
— Le positivisme, 1 vol. in-18. 1876.. 4 fr. 50
PRAT (Louis), docteur ès lettres. Le mystère de Platon. 1 vol. in-8................. 4 fr.
— L'Art et la beauté. 1 vol. in-8. 1903.......................... 5 fr. (Voir page 10).
REGNAUD (P.). Origine des idées et science du langage. 1 vol. in-12. 1 fr. 50 (V. p. 4).
RENOUVIER, de l'Inst. Uchronie. *Utopie dans l'Histoire.* 2e éd. 1901. 1 vol. in-8 7 fr. 50 (Voir page 10).
Revue germanique (*Allemagne, Angleterre, Etats-Unis, Pays-Scandinaves*) 5 années — 1905 à 1909, chaque année, 1 fort volume grand in-8........................... 14 fr.
ROBERTY (J.-E.). Auguste Bouvier, pasteur et théologien protestant. 1826-1893. 1 fort vol. in-12. 1901... 3 fr. 50
ROISEL. Chronologie des temps préhistoriques. In-12. 1900......... 1 fr. (Voir page 5).
SABATIER (C.). Le Duplicisme humain. 1 vol. in-18. 1906.......................... 2 fr. 50
SAUSSURE (L. de). Psychologie de la colonisation française. In-12............ 3 fr. 50
SCHINZ. Le Problème de la tragédie en Allemagne. 1 vol. in-8. 1903............. 1 fr. 25
SECRÉTAN (H.). La Société et la morale. 1 vol. in-12. 1897. .... 3 fr. 50
SEIPPEL (P.), professeur à l'Ecole polytechnique de Zurich. Les deux Frances et leurs origines historiques. 1 vol. in-8. 1906.. 7 fr. 50
SIGOGNE (E.). Socialisme et monarchie. 1 vol. in-16. 1906.......................... 3 fr.
SKARZYNSKI (L.). * Le progrès social à la fin du XIXe siècle. Préface de M. Léon Bourgeois. 1901. 1 vol. in-12.. 4 fr. 50
SOREL (Albert), de l'Acad. française. Traité de Paris de 1815. 1 vol. in-8........ 4 fr. 50
TARDE (G.), de l'Institut. Fragment d'histoire future. 1 vol. in-8. 5 fr. (Voir p. 5 et 11).
THOMAS (P.-F.), prof. de philosophie au lycée de Versailles. L'éducation dans la famille. *Les péchés des parents.* 1 vol. in-16. 2e édition revue.......... 3 fr. 50 (Voir p. 5 et 11).
VALENTINO (Dr Ch.). Notes sur l'Inde. 1 vol. in-16. 1906 .... 4 fr.
VAN BIERVLIET (J.-J.). Psychologie humaine. 1 vol. in-8.......................... 8 fr.
— La Mémoire. Br. in-8. 1893.. 2 fr.
— Études de psychologie. (*Homme droit. — Homme gauche*). 1 vol. in-8. 1901...... 4 fr.
— Causeries psychologiques. 2 vol. in-8. Chacun .... 3 fr.
— Esquisse d'une éducation de la mémoire. 1904. 1 vol. in-16 .... 2 fr.
— La psychologie quantitative. 1 vol. in-8. 1907.................................. 4 fr.
VAN OVERBERGH. La réforme de l'enseignement. 2 vol. in-4. 1906................. 10 fr.
VERMALE (F.). La répartition des biens ecclésiastiques nationalisés dans le département du Rhône. 1 vol. in-8. 1906....................................... 2 fr. 50 (V. p. 26).
VITALIS. Correspondance politique de Dominique de Gabre. 1 vol. in-8 .... 12 fr. 50
WADDINGTON. La République des Provinces-Unies, France et Pays-Bas espagnols, de 1630 à 1650, 2 vol. in-8. (Ann. de l'Univ. de Lyon).............................. 12 fr.
WYLM (Dr). La morale sexuelle. 1 vol. in-8. 1907................................. 5 fr.
ZAPLETAL. Le récit de la création dans la Genèse. 1 vol. in-8................... 3 fr. 50
ZOLLA D.). Les questions agricoles. (1re et 3e séries). 2 vol. in-16 chacun....... 3 fr. 50

Envoi franco contre demande, des autres catalogues

DE LA LIBRAIRIE FÉLIX ALCAN

Catalogue des livres de fonds, SCIENCES ET MÉDECINE (anciennement Germer-Baillière et Cie).

Catalogue des livres de fonds, ÉCONOMIE POLITIQUE, SCIENCE FINANCIÈRE (anciennement Guillaumin et Cie).

Livres classiques, ENSEIGNEMENT SECONDAIRE.

Livres classiques, ENSEIGNEMENT PRIMAIRE, SUPÉRIEUR ET POPULAIRE.

Bibliothèque utile, collection populaire à 60c le volume.

Catalogue général par ordre alphabétique des ...

TABLE ALPHABÉTIQUE DES AUTEURS

TABLE DES AUTEURS ÉTUDIÉS

